Fr 139

Volume LXXXVIII. — N° 2 Paru le 1er Avril 1948

# JOURNAL

DE

# CONCHYLIOLOGIE

COMPRENANT

## L'ÉTUDE DES MOLLUSQUES

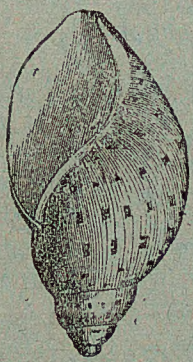
### VIVANTS ET FOSSILES

FONDÉ EN 1850 PAR

S. PETIT DE LA SAUSSAYE

CONTINUÉ PAR

Dr P. FISCHER, A.-C. BERNARDI, H. CROSSE
H. FISCHER, MADAME H. FISCHER,
Ph. DAUTZENBERG, G. F. DOLLFUS, Ed. LAMY,
P.-H. & E. FISCHER



PARIS

DIRECTION, RÉDACTION ET ADMINISTRATION :

Mme H. FISCHER

*51, Boulevard Saint-Michel (Ve)*

—

1948

Le Journal paraît par trimestre.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

En vente au Bureau du Journal de Conchyliologie
51, BOULEVARD SAINT-MICHEL, Paris, 5e Arr.

# INDEX GÉNÉRAUX DU JOURNAL DE CONCHYLIOLOGIE

1° INDEX GÉNÉRAL ET SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES,
Volumes 1 à 20 (1850-1872)

Un vol. in-8°, 208 pages, contenant la table des articles, par noms d'auteurs rangés dans l'ordre alphabétique, et la table alphabétique des Classes, Ordres, Familles, Sous-Familles, Genres, Sous-Genres, Sections et Espèces de Mollusques décrits ou cités dans le *Journal de Conchyliologie*.

Prix { France et colonies ..... 600 francs.
Etranger ..... 700 francs.

2° INDEX GÉNÉRAL ET SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES,
Volumes 21 à 40 (1873-1892)

Un vol. in-8°, 263 pages, conçu comme le précédent.

Prix { France et colonies ..... 400 francs.
Etranger ..... 500 francs.

3° INDEX GÉNÉRAL ET SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES,
Volumes 41 à 80 (1893-1936)

Un vol. in-8°, table des auteurs comprenant 500 articles, table systématique avec 11.000 entrées.

Prix { France et colonies ..... 300 francs.
Etranger ..... 400 francs.

## TARIF DES ANNONCES SUR LA COUVERTURE

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Une page entière pour 1 numéro | : | 200 fr. ; | pour 4 numéros | : | 600 fr. |
| Une demi-page — | — | 125 fr. ; | — | — | 375 fr. |
| Un quart de page — | — | 75 fr. ; | — | — | 225 fr. |

Ces prix sont réduits de 25 % pour les abonnés.

*Journal de Conchyliologie.* — Volume LXXXVIII. — Fascicule II

# SUR LES ÉLÉMENTS DE PROSPÉRITÉ DES PATELLES ET SUR LEUR SPÉCIFICITÉ

par E. FISCHER-PIETTE

SOMMAIRE

*Introduction.*

I^re^ Partie. Sur les éléments de prospérité de *Patella vulgata.*

Remarques préliminaires. — Premier élément de prospérité : taille maxima (et taille ordinaire) des Patelles en divers milieux. — Deuxième élément de prospérité : densité de population en divers milieux. — Troisième élément de prospérité : vitesse de croissance (et longévité supposée). — Quatrième élément de prospérité : précocité de la maturation annuelle. — Cinquième élément de prospérité : rapport du poids de la coquille au volume de la coquille. — Sixième élément de prospérité : turgescence de l'animal ; rapport du volume de l'animal au volume de la coquille, et rapports connexes. — Discussion et observations complémentaires. — Résumé de la I^re^ partie. — Bibliographie de la I^re^ partie.

II^e^ Partie. Sur la spécificité des Patelles.

Rappel des résultats récemment acquis. — Nouvelles observations sur la spécificité dans la région de Dinard. — Nouvelles observations sur la spécificité dans la région basque. — Hypothèse interprétative. Rapports avec *P. caerulea.* — Résumé de la II^e^ partie. — Bibliographie de la II^e^ partie.

## INTRODUCTION

Mon étude est faite de deux parties qui n'ont d'ailleurs pas de très grands rapports entre elles : d'une part des observations nouvelles sur la biologie de *Patella vulgata,* étudiée principalement en Laboratoire maritime de Dinard (région de Saint-Malo) ; d'autre part un nouveau chapitre à mes études précédentes sur la spécificité des diverses Patelles françaises, et plus particulièrement sur celles de la côte basque. La jonction entre ces deux ordres de recherches se trouve dans le fait suivant. En étudiant à Dinard l'un des éléments de la prospérité de *Patella vulgata* (cycle annuel de l'activité reproductrice), j'ai suivi parallèlement les mêmes données pour les deux autres espèces de Patelles bretonnes, et les différences observées entre les espèces sont à la base de la reprise des études sur la spé-

cificité. Celles-ci ont été faites en grande partie au Laboratoire de Biarritz, grâce à l'amabilité de son Directeur, M. P. Arné.

## PREMIERE PARTIE

### Sur les éléments de prospérité de Patella vulgata L.

#### Remarques préliminaires

A l'origine des observations que je rapporte ici, et qui font suite à mes précédentes publications sur la biologie de *Patella vulgata* (1927 ; 1929 ; 1941 ; 1946) se trouvent les deux remarques suivantes :

1°) Les *Patella vulgata*, dans la région de Saint-Malo-Dinard, atteignent des tailles plus grandes sur les rochers couverts de Fucacées que sur les rochers nus.

2°) Leur densité de population présente son maximum en des points qui sont aux frontières du domaine des Fucacées.

Ayant cherché à élucider les raisons de ces faits, je me suis trouvé amené à étudier, d'une façon plus générale, **les causes de la prospérité de l'espèce.**

Je scinde donc mon étude en un certain nombre de parties dont chacune est relative à un **élément de prospérité.** J'ai préféré définir des « éléments de prospérité » plutôt que des « aspects de prospérité », parce qu'il est certains de ces éléments (la longévité par exemple) qui ne se traduisent pas nécessairement par un aspect.

On pourrait étudier bien d'autres éléments de prospérité que ceux qui j'ai abordés. Par exemple : l'intensité des échanges respiratoires selon le lieu ; la résistance aux parasites selon le milieu, etc...

Procédant ainsi à des études « selon le milieu », je dois indiquer ou rappeler quelles sont les caractéristiques des diverses stations auxquelles je m'adresse (fig. 1).

*Milieu normal.* Je considère comme milieu normal, base de comparaison, les rochers verticaux ou très inclinés, dépourvus d'algues mais garnis de petits Cirripèdes (*Balanus balanoides* et *Chthamalus stellatus*) et situés sur le littoral proprement dit,

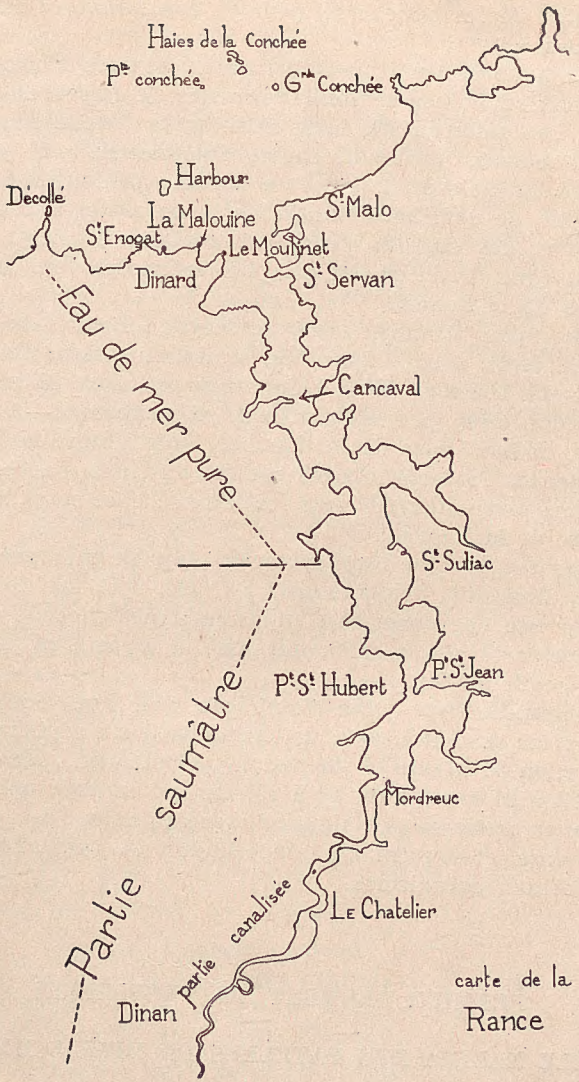



Fig. 1. — Carte des parages de Saint-Malo-Dinard, et de la Rance.

dans une position semi-exposée (Dinard, pointe de la Malouine ; Dinard sous le Laboratoire), entre le niveau de mi-marée et le niveau des pleines mers de morte eau, autour de + 7 m. 50 environ. Les Patelles y sont généralement couvertes de petits

Cirripèdes. Je les appellerai, pour la commodité, « Patelles à Cirripèdes ».

*Autres milieux.* On trouve facilement, vers ce même niveau, des parois rocheuses abritées, couvertes de Fucacées (Dinard, sous le Laboratoire). Et, bien entendu, la frontière entre ces deux domaines, particulièrement intéressante et qui nous retiendra longuement (Patelles en bordure de Fucacées).

A partir de ce littoral dinardais, nous avons à considérer, d'une part des stations plus avancées vers le large, d'autre part, au contraire, des stations plus enfoncées vers les terres (estuaire de la Rance).

Stations plus avancées vers le large : Pointe du Décollé (Saint-Lunaire), avec : flanc Est, semi-battu ; flanc Ouest, très battu. — Ile Harbour (devant Saint-Enogat), avec divers degrés d'exposition (Sud, peu battu ; Nord, plus exposé). — La Petite Conchée et Les Haies de la Conchée, îlots situés bien plus au large (devant Paramé), choisis comme difficiles d'accès (1).

Stations plus enfoncées vers les terres : elles se situent dans l'estuaire de la Rance :

Cancaval (5 kms de l'embouchure) : eau de mer pure, même salinité, limpidité, température, pH, etc. que sur le littoral, mais absence de vagues et d'embruns et présence de courants très violents (7 à 8 nœuds), qui sont la caractéristique essentielle de cette station.

Port-Saint-Hubert - Port-Saint-Jean (14 km. de l'embouchure) : eau saumâtre, avec un vingtième à six septièmes d'eau douce selon le niveau et la saison ; le pouvoir réducteur est élevé (12 à 27 au lieu de 10 à 15), ce qui indique une grande richesse en matières organiques dissoutes ; enfin l'eau est chargée de vase, et souvent un mince enduit de vase adhère à la pierre et aux organismes.

## PREMIER ELEMENT DE PROSPERITE

## TAILLE MAXIMA DES PATELLES EN DIVERS MILIEUX

Dans un travail antérieur, effectué comme celui-ci à Dinard (1941, p. 8) j'ai fait connaître qu'en chaque milieu les Patelles

(1) Ces îlots ne sont pratiquement jamais visités ; on n'y peut d'ailleurs débarquer que par mer calme. A la Petite Conchée, lors de mes premiers débarqués, les goélands, qui y nidifiaient, se montrèrent très combattifs, ce qui prouve bien que personne n'y venait.

ont une taille limite, une taille maxima, qu'elles atteignent par une croissance continue qui ne tend pas à s'annuler vers la fin de l'existence : quand elles atteignent cette taille (ou avant) elles disparaissent. Et j'ai fait connaître ces tailles-limites pour divers milieux : rochers dépourvus de Fucacées, à Dinard, Cancaval, Port-Saint-Hubert ; et aussi (à Cancaval) en bordure du domaine des Fucacées.

Depuis lors j'ai multiplié ces mesures, et j'y ai joint : 1°) l'examen des Patelles situées sur les rochers revêtus de Fucacées ; 2°) l'examen des Patelles d'îlots difficile d'accès (Petite Conchée ; Les Haies de la Conchée), ceci pour mettre à l'épreuve l'opinion, fort répandue, selon laquelle les Patelles atteignent une plus grand taille sur les îlots isolés, où l'homme ne va pas les détruire, que sur les côtes accessibles.

Voici les résultats des diverses mesures, assemblées pour comparaisons.

| Sur rocher dépourvu de Fucacées | Longueur de la coquille, en mm |
|---|---|
| **Niveau + 7 m. 50 environ** | |
| Dinard, sous le Laboratoire | 33 |
| Dinard, face au large (Pointe de La Malouine) | 25 |
| Le Décollé, flanc Ouest | 18 |
| Le Décollé, flanc Est | 19 |
| Ile Harbour, côté Nord | 20 |
| Ile Harbour, côté Sud | 23 |
| La Petite Conchée, côté Nord | 27 |
| La Petite Conchée, côté Ouest | 22 |
| Cancaval (Rance) | 30 |
| **Niveau bas (avec *Balanus perforatus*, + 3 m. 50)** | |
| Le Décollé, flanc Ouest | 20 |
| Le Décollé, flanc Est | 19 |
| Les Haies de la Conchée | 26 |
| **Milieux spéciaux (pollués)** | |
| A la sortie de l'égoût de Dinard (Le Moulinet, + 3 m. 50). | 47 |
| Port-Saint-Hubert, niveau + 7 m. 50 | 38 |
| Port-Saint-Hubert, niveau + 2 m. 50 | 40 |
| **En bordure du domaine des Fucacées** | |
| Dinard (sous le laboratoire). Près des Ascophyllum | 39 |
| Cancaval. Près des Ascophyllum | 36 |
| Cancaval. Près des Fucus vesiculosus | 33 |
| **Parmi des *Fucus vesiculosus* (var. *evesiculosus*) clairsemés et dressés** | |
| Le Décollé, flanc Est | 38 |
| Ile Harbour, partie Nord | 36 |

| | Longueur de la coquille, en mm. |
|---|---|
| Sous un manteau de Fucacées | |
| Dinard (sous le Laboratoire), sous *Ascophyllum* ..... | 55 |
| Cancaval, sous *Ascophyllum* ..... | 44 |
| Cancaval, sous *Fucus vesiculosus* ..... | 43 |
| Port-Saint-Hubert, sous *Fucus vesiculosus* ..... | 46 |

Les chiffres ci-dessus concernent les tailles maxima, et non les tailles moyennes des diverses populations. Mais il saute aux yeux, pour qui parcourt le terrain, que les tailles moyennes varient dans le même sens que les tailles maxima.

De ce tableau ressortent les résultats suivants :

Les « Patelles à Cirripèdes » vivant sur les rochers dépourvus d'algues du littoral normal, ont une taille maxima qui va, selon la localité, de 18 à 33 mm.

La taille augmente quand on passe aux Patelles vivant *près* des Fucacées, chez lesquelles elle atteint 33 à 39 mm.

Elle augmente encore quand on passe aux Patelles vivant *sous les Fucacées :* 43 à 55 mm.

Des tailles comparables à ces dernières sont atteintes aussi en milieu d'estuaire (38 à 46 mm.), et à proximité d'un égoût (47 mm.).

D'autre part si on compare aux chiffres obtenus sur le littoral normal (rochers dépourvus de Fucacées) ceux qui sont relatifs aux rochers comparables situés dans des îlots difficilement accessibles, on constate que les tailles-limite, ne sont guère différentes : 18 à 33 mm. dans le premier cas ; 22 à 27 mm. dans le second cas (Conchée). Ces constatations infirment l'opinion, rappelée plus haut, selon laquelle les Patelles les plus grandes sont celles qui se trouvent aux emplacements isolés où elles échappent aux récoltes de l'homme.

Cette observation, relative aux îlots les moins accessibles des parages de Saint-Malo, ne prétend pas être généralisée. Je sais parfaitement qu'il y a d'autres îles ou îlots où les Patelles atteignent au contraire de grandes tailles, ainsi que je l'ai moi-même noté pour les Chausey, les Minquiers et les Ebiens (1929, p. 419). Mais les remarques précédentes montrent qu'en ce cas ce n'est pas à l'absence des hommes qu'il faut attribuer la grande taille des Patelles, mais à d'autres facteurs (1).

(1) J'incline à croire que cette grande taille est alors due aux étendues de vase situées à l'intérieur des archipels (Chausey, Les Minquiers) ou à la base de l'île des Ebiens, et qui rendraient ces milieux comparables à celui de Port-Saint-Hubert.

La *taille* est un des principaux indices de la prospérité d'une espèce ; un autre indice de première importance est la *densité de population*. Nous allons nous en occuper maintenant.

## DEUXIEME ELEMENT DE PROSPERITE

## DENSITE DE POPULATION

Nous avons à envisager :
1°) La densité de fixation ;
2°) La mortalité avant l'âge adulte ;
3°) La densité résultante, normale, des populations telles qu'elles se présentent à l'observateur, en divers milieux.

Les deux premiers points n'ont pas fait de ma part l'objet d'études nouvelles ; je ne puis donc que rappeler les résultats publiés par mon élève Hatton, et qui ont été obtenus dans des conditions un peu particulières : établissement des larves, non pas au sein d'une population pré-existante, mais sur des portions de rivage préalablement débarrassées de tous autres organismes (H. Hatton, 1938, p. 288 *Patella vulgata*).

Par contre, sur le troisième point je donnerai mes propres observations.

### 1°) Densité de fixation

Après avoir maintenu propres des surfaces de rivage, préparées comparativement en un point battu (flanc Ouest de la Pointe du Décollé) et en un point semi-abrité (flanc Est de la même pointe), Hatton observa que les densités obtenues à la fin de la période de fixation (juillet) étaient les suivantes (nombre d'individus par mètre carré) :

| | Juillet 1931 | Juillet 1933 |
|---|---|---|
| Décollé Ouest ..... | 100 | 113 |
| Décollé Est ..... | 45 | 61 |

La fixation est donc bien plus abondante en un lieu battu qu'en un lieu semi-abrité. Hatton n'y a pas ajouté l'étude d'une station très abritée. Nous verrons que c'est là que la population adulte est la moins dense, et il paraît normal de supposer que ce soit le résultat d'une fixation encore plus réduite que sur les points semi-abrités. Nous y reviendrons plus loin.

2°) Mortalité des jeunes individus

Hatton a montré que cette mortalité est assez forte, sans toutefois avoir rien de comparable avec les mortalités des jeunes Cirripèdes, que nous avons observées (Hatton et Fischer-Piette, 1932, pp. 1-15).

A la fin de la deuxième année, pour les Patelles, la mortalité totale atteint 57 % sur le flanc Ouest (battu) du Décollé et 36 % sur le flanc Est (semi-abrité). La mortalité étant la plus forte au point le plus battu, a donc tendance à compenser la plus forte fixation sur ce point, et à ramener l'égalité entre les deux populations. Toutefois cette égalité n'est pas atteinte, ce que confirmeront mes propres observations sur les densités finales des populations adultes (voir ci-après).

3°) Densité résultante

Il est un premier point sur lequel nous devons d'abord attirer l'attention.

Les deux premiers paragraphes, relatifs aux études de Hatton, ne concernent que la seule espèce *Patella vulgata* L. : Hatton se débarrassait délibérément des deux autres espèces, *Patella intermedia* Jeffreys et *Patella aspera* Lamarck (= *P. athletica* Bean).

Mais, dans les conditions normales, seules les portions de rivage assez abritées ne portent que *P. vulgata ;* sur les points plus exposés, il s'y mêle *P. intermedia* et, aux niveaux bas, *P. aspera.* Il se peut que leur présence agisse de façon limitative sur la densité de *P. vulgata,* aussi les ferons-nous figurer dans nos tableaux de chiffres.

Sur rocher dépourvu de Fucacées

Niveau + 7 m. 50 environ

| *Localité* | *Nombre de Patelles au mètre carré* | | | |
|---|---|---|---|---|
| | *vulgata* | *non-vulgata* | | *total* |
| Dinard, sous le Laboratoire .... | 99 | 0 | | 99 |
| id. (autre point) ..... | 114 | 0 | | 114 |
| Le Décollé, flanc Ouest..... | 190 | 162 | intermedia | 352 |
| id. flanc Est ..... | 144 | 68 | » | 212 |
| Ile Harbour, côté Nord ..... | 81 | 45 | » | 126 |
| id. côté sud ..... | 84 | 26 | » | 110 |
| Cancaval ..... | 64 | 4 | » | 60 |
| id. (autre point) ..... | 82 | 0 | | 82 |
| id. (près de la balise) ... | 85 | 18 | intermedia | 103 |

Niveau bas (avec Balanus perforatus, + 3 m. 50)

| *Localité* | *Nombre de Patelles au mètre carré* *vulgata* | *non-vulgata* | *total* |
|---|---|---|---|
| Le Décollé, flanc Ouest ..... | 80 | 72 intermedia<br>248 aspera | 390 |
| Ile Harbour, coté Nord ..... | 104 | 9 intermedia<br>88 aspera | 201 |

En Bordure du domaine des Fucacées

| | | | |
|---|---|---|---|
| Dinard (Laborat.) près Ascophyllum ..... | 480 | 0 | 480 |
| id. (autre point) ..... | 352 | 0 | 352 |
| Saint-Enogat, près Arsoph. ..... | 900 | 0 | 900 |
| id. (autre point) ..... | 1004 | 0 | 1004 |
| Cancaval, près Ascoph. ..... | 272 | 0 | 272 |
| id. (autre point) ..... | 560 | 0 | 560 |
| id. près Fucus vesiculosus. | 576 | 0 | 576 |
| id. (autre point) ..... | 560 | 0 | 560 |
| id. (autre point) ..... | 304 | 0 | 304 |
| id. (autre point) ..... | 304 | 0 | 304 |
| id. (autre point) ..... | 544 | 0 | 544 |

Parmi des Fucus vesiculosus (var. evesiculosus) clairsemés et dressés

| | | | |
|---|---|---|---|
| Le Décollé, flanc Est ..... | 433 | 0 | 433 |

Sous un manteau de Fucacées

| | | | |
|---|---|---|---|
| Dinard (Laborat.) sous Ascophyllum ..... | 34 | 0 | 34 |
| id. (autre point) ..... | 53 | 0 | 53 |
| Ile Harbour, sous Fucus serratus. | 56 | 0 | 56 |
| Cancaval, sous Fucus vesiculosus | 39 | 0 | 39 |
| id. sous Ascophyllum .... | 57 | 0 | 57 |
| Port-St-Hubert, pile du pont, F. vesiculosus ..... | 23 | 0 | 23 |
| id. cale, paroi Est, Ascophyllum ..... | 1 | 0 | 1 |

Au dernier point mentionné (cale de Port-Saint-Hubert) il n'y avait pratiquement pas de Patelles sous les *Ascophyllum* revêtant la maçonnerie verticale de la cale. Toutefois, ce manteau d'*Ascophyllum* présentait sur un point une discontinuité, une clairière mesurant 0 m² 24, et sur cette surface nue se trouvaient 9 *Patella vulgata.*

## COMMENTAIRES

Dans l'ensemble des tableaux précédents, portons d'abord notre attention sur la colonne de gauche : elle montre que la densité de population de *Patella vulgata,* sur les rochers qui

sont suffisamment battus (ou suffisamment balayés par les courants, Cancaval) pour être dépourvus d'algues, va de 60 à 190 au mètre carré ; qu'à proximité immédiate des Fucacées les chiffres sont bien plus considérables : 272 à 1004 ; et que sous un manteau de Fucacées ils retombent beaucoup plus bas, nettement plus bas que sur les rochers nus : 34 à 57 (et moins encore en milieu d'estuaire, Port-Saint-Hubert).

Si maintenant, au lieu de considérer les seules *Patella vulgata,* nous regardons le nombre total de Patelles (colonne de droite), verrons-nous les rochers dépourvus de Fucacées prendre la prédominance sur les autres milieux, du fait qu'ils portent des *P. intermedia* et *aspera* en plus des *P. vulgata* ? Il n'en est rien :

Rochers dépourvus de Fucacées, densité totale 64 à 390 ; la valeur moyenne des onze mesures effectuées est **169.**

A proximité des Fucacées (valeurs déjà données, 272 à 1004), la moyenne des douze mesures est **524.**

Sous un manteau de Fucacées (valeurs déjà données, 34 à 57), la moyenne des cinq mesures effectuées (Port-Saint-Hubert non compris) est **48.**

Ainsi, même si l'on prend en considération l'ensemble des trois espèces de Patelles au lieu de la seule *P. vulgata,* cela ne change pas le fait essentiel que nous montre cette étude et qui est le suivant :

Le maximum de densité se manifeste au voisinage immédiat des Fucacées ; de part et d'autre de ce domaine-frontière, on voit la densité devenir brusquement plus faible sur rocher sans algues, et brusquement beaucoup plus faible sous le manteau de Fucacées.

Ce résultat est bien différent de celui que fournissait l'examen du premier élément de prospérité (taille, qui allait en augmentant des rochers sans algues au domaine-frontière, et de là au domaine des Fucacées) ; en présence de cette discordance il nous faudra évidemment continuer à examiner d'autres éléments de prospérité.

Mais auparavant j'ai encore quelques remarques à faire.

1°) Il convient de noter que la bande densément peuplée n'existe *pas partout* où il y a une frontière entre les Fucacées et la roche sans algues : elle n'existe qu'en certains points ; ailleurs on passe directement d'un rocher sans algues portant par exemple 100 Patelles au mètre carré, à un manteau d'algues couvrant par exemple 50 Patelles au mètre carré. Nous y reviendrons en fin d'exposé.

2°) A la station de Port-Saint-Hubert (milieu d'estuaire), les

densités observées sous le manteau des Fucacées sont exceptionnellement faibles (1 à 23 par mètre carré). De ceci également nous reparlerons plus loin.

Puisqu'à Port-Saint-Hubert s'observent ainsi des résultats particuliers, on s'étonnera peut-être que je n'aie pas donné pour cette station des mesures plus complètes concernant aussi les surfaces dépourvues de Fucacées. La raison en est, que ces surfaces sont très restreintes (une seule face de la pile du pont) et que, depuis 20 ans, j'y ai effectué tellement de prélèvements dans les buts les plus variés, que mes interventions répétées (notamment celles des deux dernières années) ont certainement altéré la densité de population.

## TROISIEME ELEMENT DE PROSPERITE

## VITESSE DE CROISSANCE (ET LONGEVITE SUPPOSEE)

Dans un travail antérieur (1941, p. 9) j'ai déjà donné des courbes de la croissance de *Patella vulgata*, et cela pour quatre milieux différents : sur les rochers à Cirripèdes de la côte (Saint-Servan d'après Hatton ; et Dinard) ; à Cancaval (courants) sur les rochers à Cirripèdes ; à Cancaval près du domaine des Fucacées ; et à Port-Saint-Hubert sur surface à Cirripèdes (+ 7 m. 50 et + 2 m. 50). La croissance est de plus en plus rapide quand on passe d'un de ces milieux au suivant, et la vie de plus en plus courte (toutefois à Cancaval les Patelles en bordure d'*Ascophyllum* vivent plus longtemps que les Patelles à Cirripèdes).

A ces résultats déjà étendus, il ne me restait qu'à adjoindre l'observation de quelques milieux qui n'avaient pas été compris dans cette première étude :

1°) Ile isolée (Petite Conchée) pour comparaison avec la côte normale.

2°) Patelles en bordure de Fucacées, sur la côte (Saint-Enogat), pour comparaison avec celles de Cancaval, station où la croissance est très favorisée par les courants.

3°) Patelles sous manteau de Fucacées, à Dinard.

4°) Patelles sous manteau de Fucacées, à Port-Saint-Hubert.

5°) Enfin il faut dire un mot de la croissance des Patelles situées au voisinage des égoûts.

Les courbes ont été établies par les mêmes méthodes que précédemment (1941, p. 5, discussion sur la valeur des courbes).

BIBL. MUSÉUM PARIS

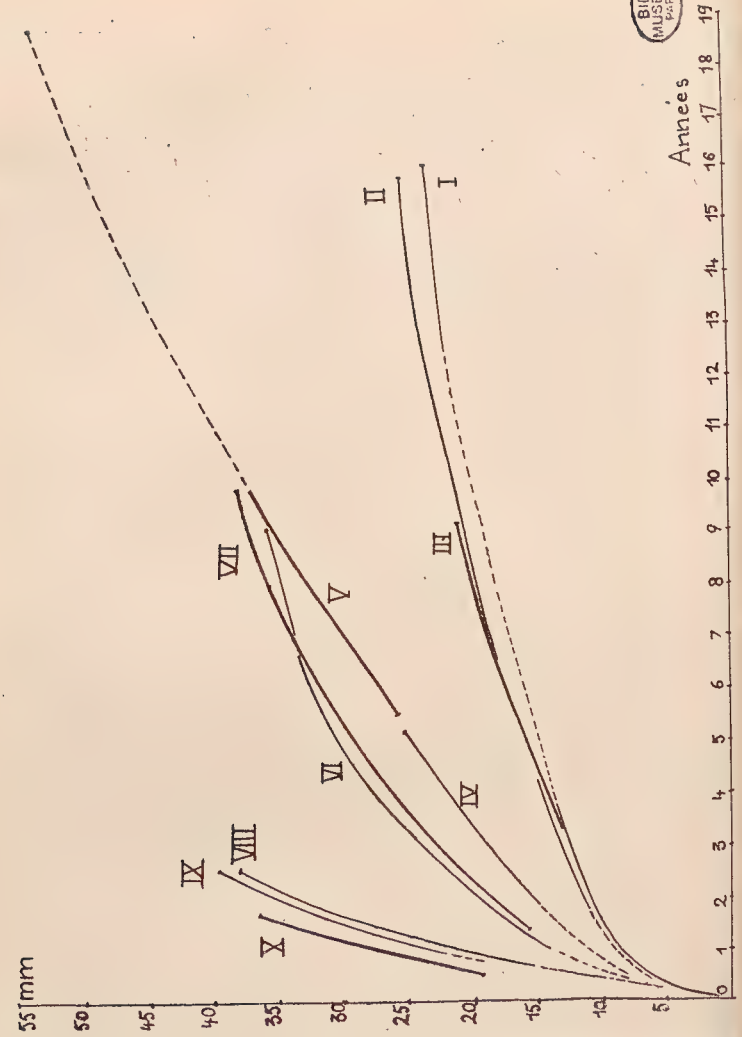



Fig. 2. — Courbes de croissance nouvellement établies en divers milieux (en gros traits), comparées avec celles qui furent publiées en 1941 (en traits fins).

Courbe I, Patelles à Cirripèdes, littoral (St-Servan, Hatton 1938). II, Id. (Dinard, E. Fischer-Piette 1941). III, Ilot de la Petite Conchée. IV, Patelles à Cirripèdes, Cancaval (courants, E. Fischer-Piette 1941). V, Patelles sous Ascophyllum, Dinard. VI, Patelles en bordure d'Ascophyllum, Cancaval (E. Fischer-Piette, 1941). VII, Id., littoral (Saint-Enogat). VIII, Patelles à Cirripèdes, Port-Saint-Hubert, niveau + 7 m. 50 (E. Fischer-Piette 1941). IX, Id., niveau + 7 m. 50. X, Patelles sous Fucus vesiculosus, Port-Saint-Hubert, niveau + 7 m. 50.

Ces nouvelles courbes reportées sur la figure publiée en 1941, donnent des résultats tout-à-fait significatifs (fig. 2). Elles sont toutes relatives à des observations faites au niveau + 7 m. 50 environ.

1°) Patelles à Cirripèdes, sur îlot isolé (Petite Conchée). La vitesse de croissance (fig. 2 courbe III) est exactement la même que celles qui avaient été établies sur la côte, d'abord par Hatton en 1938 (La Cité à Saint-Servan), ensuite par moi-même en 1941 (Dinard) ; mais au point étudié à la Petite-Conchée la longévité paraît moindre, les Patelles ne dépassant pas la taille de 22 mm.

2°) Patelles en bordure d'*Ascophyllum*, sur la côte normale (Saint-Enogat, rochers de Port Riou). — D'après les résultats obtenus en 1941, j'imaginais qu'ici la croissance allait être plus rapide que celle des Patelles à Cirripèdes du voisinage (puisqu'en la station de Cancaval, en 1941, il en était ainsi) mais moins rapide que celle des Patelles en bordure d'*Ascophyllum* observées à Cancaval (puisque la croissance à Cancaval est favorisée par les courants, comme il résulte de la comparaison des courbes II et IV de la figure 2).

Mais si la croissance (fig. 2 courbe VII) se révèle effectivement plus rapide que celle des Patelles à Cirripèdes du littoral (courbe II), par contre, elle n'est pas moins rapide que celle des Patelles en bordure d'*Ascophyllum* à Cancaval (courbe VI) : les courbes VI et VII sont presque superposées.

Au fond, ce résultat peut s'expliquer sans difficulté : la limite de l'extension des Fucacées est déterminée, on le sait, par les mouvements de l'eau, et il est tout-à-fait normal qu'au point de vue physiologique les *courants-limite* (Cancaval) ou les *vagues-limite* (littoral), qui sont équivalents dans leur action sur les Fucacées, puissent être aussi équivalents dans leur action physiologique sur les Patelles.

3°) Patelles sous Fucacées, à Dinard (sous le Laboratoire). — Leur croissance (fig. 2, courbe V), est bien plus rapide que celle des Patelles à Cirripèdes situées au voisinage (courbe II) mais elle n'est toutefois pas plus rapide que la croissance près des Fucacées (courbe VII) : elle est de même ordre, mais plus régulière semble-t-il : plus lente d'abord (la courbe V prolonge exactement la courbe IV relative aux Patelles à Cirripèdes de Cancaval), mais ensuite, tandis que la courbe VII se rapproche de l'horizontale, le taux de croissance en V se maintient sensiblement ; et comme la taille finale dépasse de beaucoup

celle des Patelles de bordure, il faut bien admettre (1) que la longévité est considérablement plus forte. Les individus de 45 mm., qui sont très fréquents, auraient 12 à 13 ans, ceux de 55 mm. (taille limite) auraient 16 à 18 ans, alors que les plus grandes Patelles de bordure n'auraient que 9 à 10 ans. Cette longévité égalerait ou même dépasserait celle que j'attribue aux Patelles à Cirripèdes du littoral (15 à 16 ans). Ainsi les individus sous algues battraient à la fois le record de la taille et celui de la longévité. Mais ils ne battent pas le record de la vitesse de croissance, qui appartient de très loin aux individus d'estuaire (Port-Saint-Hubert).

4°) Patelles sous Fucacées, à Port-Saint-Hubert. — J'ai insisté dans plusieurs publications sur l'extraordinaire rapidité de la croissance observable à Port-Saint-Hubert. J'ajouterai seulement ici, que, sous un manteau de *Fucus vesiculosus* (à + 7 m. 50), la croissance (courbe X) est du même ordre que celle qui avait été observée sur les parois sans algues (courbes VIII et IX), et que, s'il y a une différence, elle est en faveur des individus vivant sous les Fucacées.

5°) Croissance au voisinage des égoûts. — Les données que nous possédons sur ce sujet sont dues à Hatton (1938, pp. 297-298). A l'égoût de Saint-Malo (Grand Bé), la taille des individus passe de 10,1 à 24,1 mm. en 3 ans ; à l'égoût de Saint-Servan (Marégraphe), de 10,9 à 24,2 en 3 ans. Les pentes des éléments de courbe tracés avec ces chiffres permettent de dire que la croissance est du même ordre que pour les Patelles sous Algues de la courbe V, ou peut-être un peu plus rapide ; la taille maxima étant de même ordre, la longévité aussi serait de même ordre, c'est-à-dire fort grande.

De l'ensemble de ces résultats il se dégage que la croissance est la plus faible (fait presque paradoxal) dans le milieu le plus normal, là où vit l'immense majorité des individus : sur les rochers normalement exposés du littoral ; elle augmente là où les courants sont rapides, là où les Fucacées sont présentes, là où débouchent des égoûts ; et elle est maxima dans le milieu d'estuaire, habitat tout-à-fait spécial où ne vivent au total qu'un très petit nombre d'individus.

Pour la longévité supposée, les résultats sont bien différents : c'est dans le milieu normal (rochers à Cirripèdes du littoral), et sous le manteau de Fucacées, que la longévité, selon mes suppositions, est maxima (il en serait de même au débouché

(1) Hypothétiquement, les individus dont j'ai suivi la croissance s'étant trouvés de taille médiocre.

des égoûts) ; la vie est plus courte aux frontières du domaine des Fucacées, encore plus courte sur les rochers balayés par les courants, et extrêmement brève à Port-Saint-Hubert (estuaire).

## QUATRIEME ELEMENT DE PROSPERITE

## PRECOCITE DE LA MATURATION ANNUELLE

Orton (1929, p. 857) nous fait connaître qu'en Ecosse les *Patelles vulgata* sont en reproduction de novembre à janvier selon Gemmill et de juillet à décembre-janvier selon Russel (1909), et que sur les côtes du Devon et de Cornouaille les gonades femelles sont pleines (dans une grande proportion de la population) d'août-septembre à février-mars, et vides des environs de mars, à août.

Dans la région de Saint-Malo, mes observations, faites de juillet 1946 à novembre 1947, donnent des résultats peu différents de ceux d'Orton : les *Patella vulgata* sont toutes au repos pendant une courte période, l'été (juillet-août) ; pendant le reste de l'année on peut à tout moment trouver des individus des deux sexes dont les glandes génitales sont gonflées et colorées. La figure 3 donne les variations du pourcentage de ces individus le long de l'année. On voit que le maximum est en automne : d'octobre à janvier les individus sont pratiquement tous mûrs ; au contraire, au printemps (avril-juin) la proportion est des plus faibles, avant de s'annuler en juillet (1).

Cette courbe ne donne qu'un aspect global des phénomènes, car pour chaque mois j'ai fait la moyenne des résultats obtenus dans les divers milieux. Mais je dois maintenant faire connaître qu'*on peut observer des différences très marquées dans la date d'apparition annuelle de la maturité, selon le milieu.* Cela a été observé deux années de suite, en 1946 et en 1947 (2).

Les observations détaillées ont commencé, chaque année, le 5 août, date à laquelle toutes les Patelles, en tous milieux, sont au repos sexuel.

(1) Il est bon de préciser que ces observations concernent seulement *Patella vulgata*, à l'exclusion de *P. intermedia* et de *P. aspera*, qui donnent des résultats différents ainsi qu'Orton l'a publié le premier (voir plus loin, 2e partie).

(2) Je remercie MM. Pérès, Sinoir et Picard, qui chaque année ont effectué les observations après mon départ, du 20 août au début d'octobre.

Les Patelles des rochers dépourvus d'algues (Patelles à Cirripèdes du niveau + 7 m. 50 environ, et variété *conica* vivant à + 11 m. environ) restent au repos pendant toute la fin d'août et le début de septembre, et n'est que le 11 septembre (1946) ou le 7-8 septembre (1947), que les gonades (mâles et femelles) commencent à mûrir. La proportion des individus mûrs s'accroît rapidement, et pratiquement tous sont à maturité au début d'octobre.

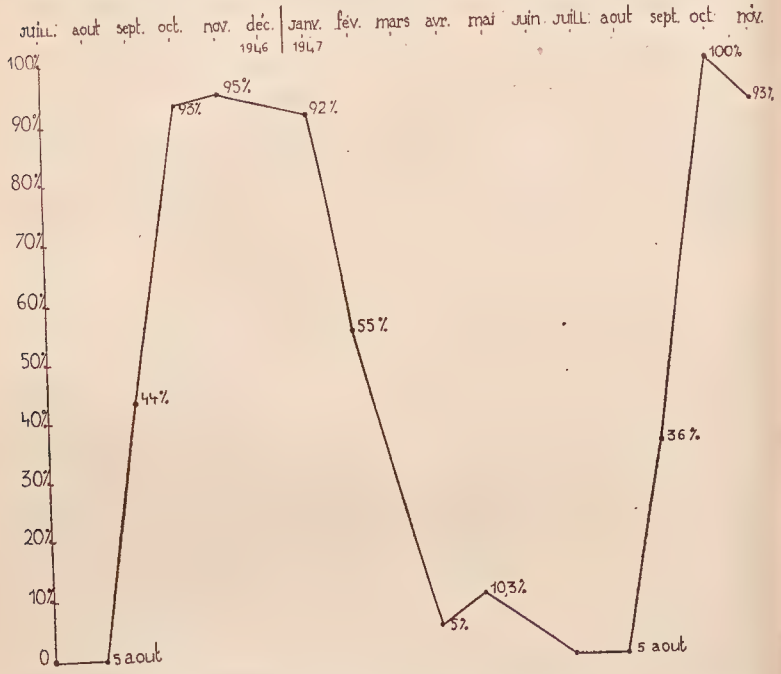



Fig. 3. — *Patella vulgata.* Pourcentage des individus en reproduction au cours de l'année.

Il en est de même chez les individus vivant au débouché de l'égoût.

Mais les faits sont bien différents chez les Patelles vivant sous les algues ou près des algues.

Dès le 10 août (1946) ou le 9 août (1947), donc *un mois plus tôt,* on trouve sous les manteaux de Fucacées (Dinard, Port-Saint-Hubert), ou en bordure (Saint-Enogat), un certain nombre d'individus mûrs (mâles et femelles), leur nombre augmente très vite, et pratiquement tous sont mûrs dans les premiers jours de septembre, donc avec la même avance d'un

mois. Il importe de préciser que dans ces observations il n'intervient pas de question de taille : l'avance d'un mois s'observe aussi bien chez les individus de 20 à 30 mm. (c'est-à-dire de même taille que les Patelles à Cirripèdes), que chez ceux qui dépassent cette taille.

Cette constatation du fait que les Patelles situées loin des algues (Patelles à Cirripèdes, Patelles des niveaux hauts, égoût) mûrissent plus tardivement que les autres, est renforcée par l'observation suivante :

Il existe à Saint-Enogat des *Ascophyllum* disposés en touffes dont chacune est entourée d'une couronne de Patelles serrées ; de plus, de place en place se voit une couronne de Patelles sans algues, et il s'agit de toute évidence de l'emplacement d'une touffe disparue. Or j'ai constaté le 11 août 1946, que les Patelles entourant des touffes étaient mûres pour une forte proportion, alors qu'autour des emplacements de touffes d'*Ascoyphyllum* disparus toutes les Patelles étaient au repos.

## CINQUIEME ELEMENT DE PROSPERITE

## RAPPORT DU POIDS DE LA COQUILLE AU VOLUME (CONTENANCE) DE LA COQUILLE

On sait que chez divers Mollusques ont été observées de grandes différences dans l'épaisseur du test selon le milieu (1). Un tel phénomène peut être considéré comme « élément de prospérité ». Existe-t-il chez les Patelles ? Oui, d'après Malard (1906, Bull. du Muséum, p. 322) qui affirme qu'en milieu d'estuaire la coquille de *Patella vulgata* est allégée. J'ai donc examiné cette question, et ai publié les résultats dans une note antérieure (1946) Ayant calculé le rapport du poids de la coquille au volume de la coquille (volume interne du cône), j'ai montré que ce rapport était sensiblement constant quelque soit le milieu : niveau haut et niveau bas, milieu marin et milieu d'estuaire, ce dernier résultat venant à l'encontre de l'affirmation de Malard.

J'avais cru pouvoir admettre en même temps qu'il y avait proportionalité entre le poids de la coquille et le volume de

(1) Voir P. Pelseneer, 1920, Les variations et leur héridité chez les Mollusques, p. 564, 570, etc.).

l'animal, du fait que l'animal pouvait, me semblait-il, être considéré comme emplissant pratiquement la cavité cônique.

Mais, à examiner les choses de plus près, je me suis aperçu depuis lors que l'animal pouvait être plus ou moins turgescent, et emplir plus ou moins sa coquille. C'est ce que nous allons examiner maintenant, et cette étude nous retiendra longuement.

## SIXIEME ELEMENT DE PROSPERITE

## TURGESCENCE DE L'ANIMAL RAPPORT DU VOLUME DE L'ANIMAL AU VOLUME DE LA COQUILLE ET RAPPORTS CONNEXES

En examinant les parties molles des Patelles provenant des divers milieux, j'ai fait les constatations suivantes :

Les Patelles situées sur rocher nu, et les Patelles vivant près de l'égoût, ont leur corps flasque, emplissant à peine la coquille; si on tapote le pied, on provoque une rétraction laissant un creux considérable.

Par contre, les Patelles situées à proximité d'algues ou sous les Algues, et les Patelles de Port-Saint-Hubert (qu'elles soient ou non avec des algues), ont le corps bien plus ferme ; quand on les a décollées du rocher, le corps fait souvent saillie au-delà du plan de l'ouverture de la coquille, il est donc turgescent et se trouvait comprimé quand la coquille était appliquée sur le rocher ; si on tapote le pied, l'animal se rétracte mais continue cependant d'occuper presque tout l'espace de la coquille. Si on sépare l'animal de la coquille, le revêtement de la masse viscérale, n'étant plus maintenu par la coquille, se déchire souvent sous la pression interne, fait qui ne se produit pas chez les individus récoltés sur rocher nu, non-turgescents.

J'ai donc étudié le rapport du volume de l'animal au volume de la coquille, et vais donner plus loin les résultats obtenus.

De plus, il m'est apparu à première vue que pour les individus situés près des Algues ou sous les Algues, et pour les individus de Port-Saint-Hubert (qu'ils soient près ou loin des algues), la *masse viscérale* était, proportionnellement au reste du corps (pied + tête), plus volumineuse que chez les Patelles vivant sur rocher nu et celles des environs de l'égoût.

J'ai donc étudié aussi, systématiquement, le rapport du volume de la masse viscérale au volume du reste du corps.

Il est bien évident que l'importance de la masse viscérale doit être responsable, en tout ou en partie, de la turgescence de l'animal. Pour m'en assurer, et pour rechercher si le reste du corps (essentiellement le pied), participe aussi à la turgescence, j'ai complété les examens précédents par les suivants :

Etude, séparément, du rapport du volume de la masse viscérale au volume de la coquille ; et du volume du reste du corps au volume de la coquille.

*Mode opératoire.* — Pour mesurer le volume de la coquille (vidée de l'animal) on la place la pointe en bas sous une burette graduée, et on laisse écouler l'eau de la burette jusqu'à remplir la coquille (1).

Volume des parties molles : 1°) corps entier : après l'avoir séparé de la coquille (en glissant une lame le long de l'insertion du muscle d'attache en fer à cheval), je le plonge dans une éprouvette graduée contenant déjà de l'eau de mer jusqu'à un volume connu, et après immersion je lis le nouveau volume et obtiens par différence le volume de l'animal ; 2°) masse viscérale ; et reste du corps : je sépare ces parties l'une de l'autre, en sectionnant le manteau tout autour de la base de la masse viscérale, puis en sectionnant le cou pour détacher complètement la masse viscérale ; le volume de celle-ci, puis le volume du reste du corps (pied + tête), sont mesurés séparément, par le même procédé de l'éprouvette graduée.

Il est bien évident que cette volumétrie des parties molles ne donne que des résultats grossièrement approchés ; le corps que l'on vient de détacher de la coquille entraîne avec lui de l'eau de mer qui majore le volume ; quand ensuite on sépare la masse viscérale, une partie de cette eau se perd dans les manipulations, et le tube digestif peut prendre une partie de son contenu liquide lors du sectionnement du cou ; de sorte que le volume additionné « masse viscérale + reste du corps » est inférieur au premier volume global, d'une quantité qui va de 0 à 25 %, le plus souvent de 5 à 7 %.

Mais les mesures, faites tout le long de l'année, ont porté au total sur plusieurs centaines d'individus, et montrent que l'imprécision inhérente aux méthodes ne nuit pas à la comparaison des lots des divers milieux, but de mes observations.

Les courbes qu'on trouvera dans les pages suivantes sont relatives à des lots de population chez lesquels nous avions déjà étudié d'autres éléments de prospérité, et en outre à des lots de *Patella vulgata* var. *conica* : ce sont, on le sait, des Patelles qui vivent à un niveau plus élevé que les autres (10-11 mètres) et ont une coquille plus haute par rapport à sa longueur.

Je ne me suis pas contenté de comparer les rapports à un

(1) Si les bords de la coquille sont irréguliers, il faut apprécier un degré de remplissage où se compensent un excès (par ménisque convexe) et un défaut (par non-remplissage des dentelures les plus saillantes). Le procédé est donc grossier, mais le résultat est certainement moins éloigné de la vérité, que par les moyens employés jusqu'ici (calcul du volume, par assimilation de la coquille à un cône).

moment donné : j'ai suivi leurs variations tout le long de l'année (de juillet 1946 à août 1947).

*Rapport du volume de l'animal au volume de la coquille*

Les résultats se lisent sur les courbes de la figure 4.

Ayant procédé de façon grossière, et sur de faibles lots d'individus (8 de chaque lot, à chaque date), nous devons être prudent et ne pas essayer d'interpréter des détails, tels que le fait que les maxima et minima ne coïncident pas toujours exactement d'une courbe à une autre. Nous ne retiendrons donc que les gros faits qui se dégagent de ces courbes et qui sont les suivants.

A. — Les courbes des lots situés loin des algues (Patelles à Cirripèdes ; et forme *conica*) se tiennent *constamment plus bas* que les courbes des Patelles situées en bordure des algues ou sous manteaux d'algues ; et la courbe « en bordure » est constamment au-dessous de la courbe « sous manteau ».

B. — La courbe de l'égoût se confond pratiquement avec celle des Patelles à Cirripèdes.

C. — Toutes les courbes marquent un maximum à l'automne, un minimum en janvier, un nouveau sommet au printemps, un nouveau minimum en été.

D. — Les valeurs finales (été 1947) sont dans l'ensemble inférieures aux valeurs initiales (été 1946). Il se peut que ce maigrissement des animaux d'une année à l'autre, soit dû à ce que le printemps 1947 fut très tardif par rapport à celui de 1946, et la faune marine très en retard dans son ensemble (maquereaux, etc.).

Dans l'établissement de ces divers résultats il y a une cause d'erreurs possible, qu'il nous faut examiner. J'ai établi (voir plus haut) que la taille moyenne des individus vivant sous manteau d'algues, est supérieure à celle des individus de bordure, et que celle-ci à son tour est supérieure à celle des Patelles à Cirripèdes. Les lots constitués n'ont donc pas la même taille moyenne. Cela rend nécessaire d'examiner si le rapport du volume de l'animal au volume de la coquille n'augmente pas avec la taille, et si ce n'est pas tout simplement cette augmentation que traduisent les différences de position des courbes les unes par rapport aux autres.

Contre cette supposition vient déjà s'inscrire le fait que les Patelles de l'égoût, dont la taille moyenne est bien plus forte que celle des Patelles à Cirripèdes et du même ordre que celle

des Patelles sous manteau, ont leur courbe confondue avec celle des Patelles à Cirripèdes.

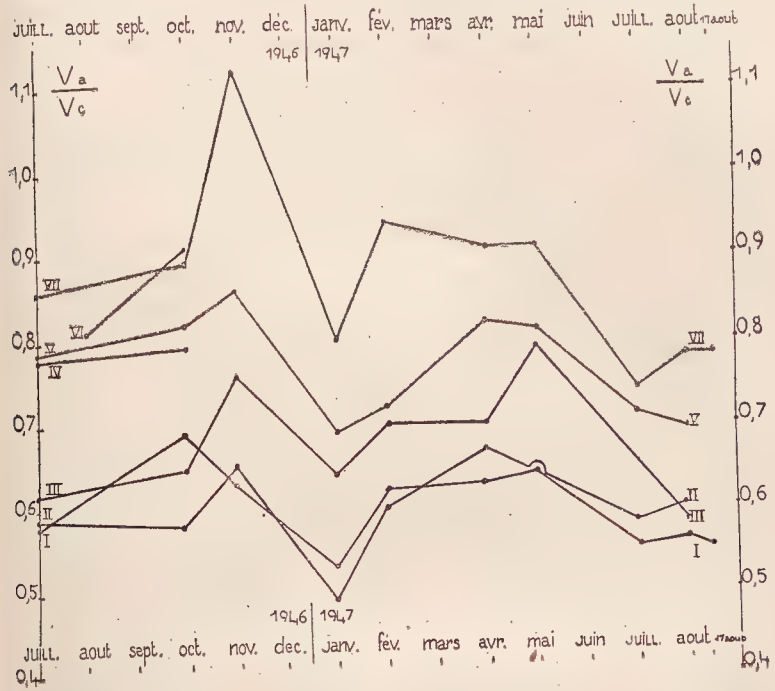



Fig. 4. — Etude, au cours d'une année, du rapport du volume de l'animal au volume de la coquille, en divers milieux : I, Dinard, rochers à Cirripèdes ; II, au débouché de l'égoût du Moulinet (Dinard) ; III, Dinard, aux niveaux hauts (*P. vulgata* var. *conica*) ; IV, Port Saint-Hubert, Patelles à Cirripèdes ; V, Dinard, en bordure d'*Ascophyllum* ; VI, Port-Saint-Hubert, sous manteau de *Fucus vesiculosus* ; VII, Dinard, sous manteau d'*Ascophyllum*.

Mais je crois bon cependant de refaire la courbe des Patelles sous manteau, en ne tenant compte que de ceux des individus qui sont de même taille que les Patelles à Cirripèdes (taille inférieure ou égale à 33 mm. Il est aisé de refaire cette courbe car sur mes carnets d'observation tous les individus sont notés avec leurs dimensions).

On voit (fig. 5) que la nouvelle courbe ne diffère presque pas de l'ancienne (les seuls écarts observables, aux deux bouts, sont d'ailleurs en sens inverse l'un de l'autre) : la taille n'influe donc pas (au moins dans les limites de taille où j'opère) sur le rapport du volume de l'animal au volume de la coquille (1) :

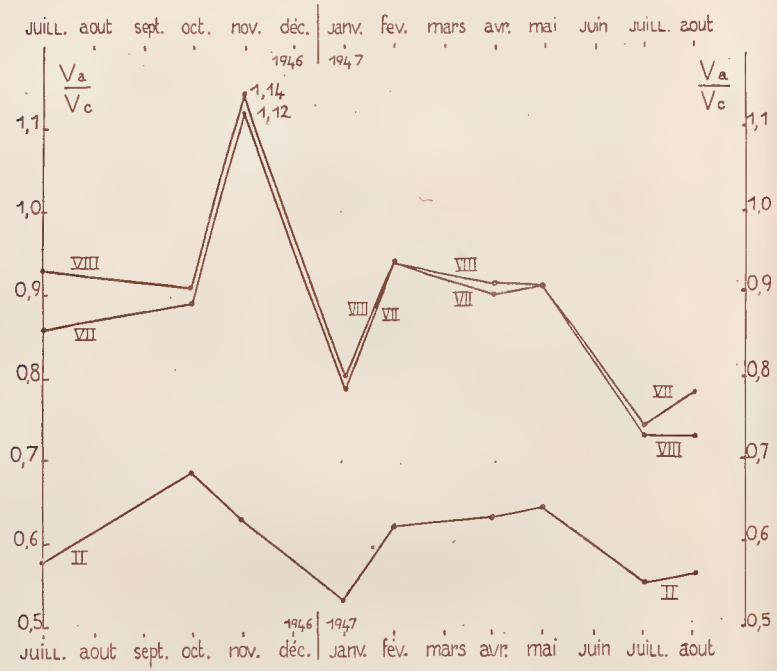



Fig. 5. — Cette figure reproduit les courbes II (Patelles à Cirripèdes) et VII (Patelles sous manteau) de la figure 4, relative au rapport du volume de l'animal au volume de la coquille ; elle porte en plus la courbe (n° VIII) obtenue avec ceux des individus de la courbe VII qui sont de même taille que ceux du lot II.

les individus vivant sous les algues ont vraiment une turgescence plus forte. Cette turgescence peut d'ailleurs être due en partie à la replétion de l'intestin du fait de la digestion des algues (voir plus loin, discussion).

(1) On voit par la même occasion que pour les recherches que je poursuivais il était bien suffisant de faire des calculs sur des lots de huit individus, puisqu'avec des lots encore moindres on obtient pratiquement les mêmes résultats.

*Rapport du volume des viscères au volume pied + tête*

Nous venons de constater (fig. 4) que le rapport du volume de l'animal au volume de la coquille est maximum en novembre.

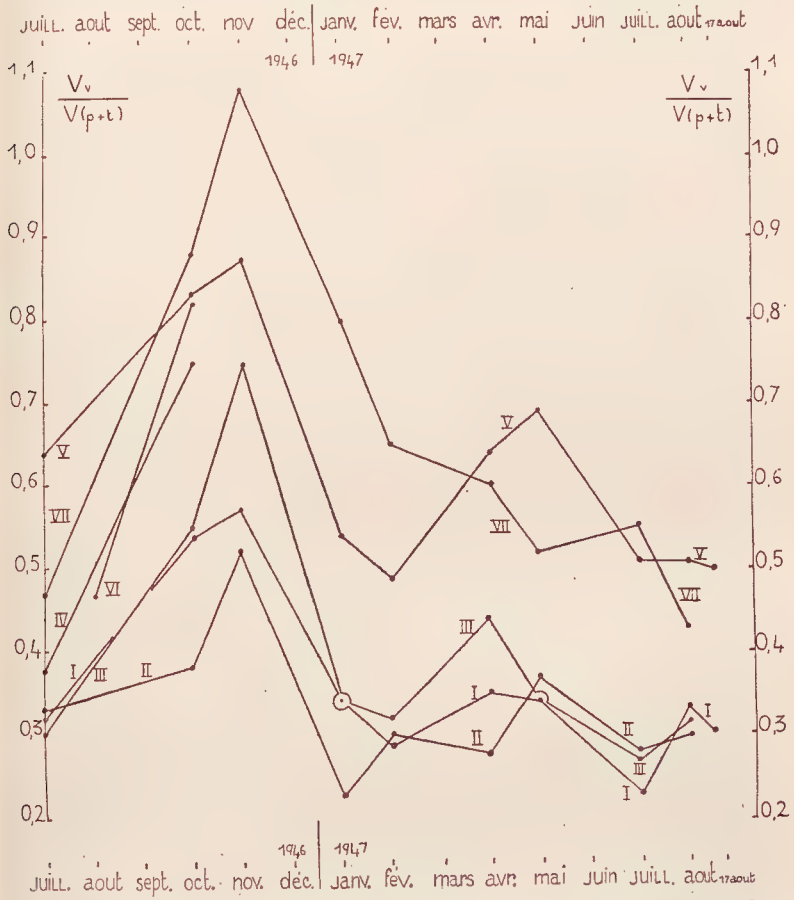



Fig. 6. — Etude, au cours d'une année, du rapport du volume des viscères au volume du reste de l'animal (pied + tête), en divers milieux. Même numérotage des courbes que dans la figure 4.

Comme nous avions montré auparavant (fig. 3) que le pourcentage des individus en reproduction est maximum à ce même moment de l'année, on peut s'attendre à constater que la turgescence maxima de l'animal correspond à un gonflement de la glande génitale. De fait, cela saute aux yeux lorsqu'on ouvre les animaux.

J'ai cherché à traduire ce résultat de façon graphique. Je n'ai pas fait de mesures portant sur la glande reproductrice seule, mais dans les variations du volume des viscères, étudiées ci-après, il est bien évident que la glande reproductrice joue le rôle essentiel.

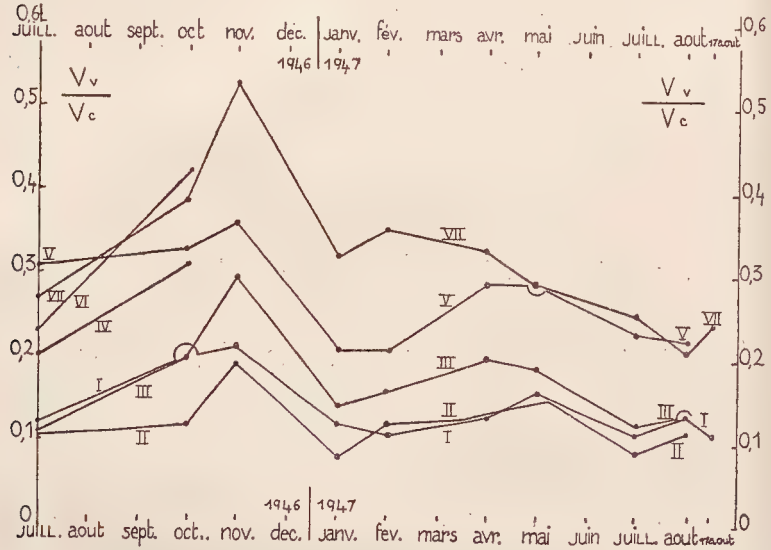



Fig. 7. — Etude, au cours d'une année, du rapport du volume des viscères au volume de la coquille en divers milieux. Même numérotage des courbes que dans la figure 4.

Ces variations du rapport du volume des viscères au volume du reste du corps montrent (fig. 6) un maximum très accentué en novembre, pour toutes les courbes ; et il y a, dans la plupart des cas, un second sommet, bien moins marqué, au printemps (correspondant au petit sommet de printemps des courbes des figures 3 et 4).

*Rapport du volume des viscères au volume de la coquille*

Les valeurs sont évidemment plus faibles que dans le cas précédent, mais les courbes montrent les mêmes faits (fig. 7).

*Rapport du volume pied + tête au volume de la coquille*

Rappelons d'abord que dans l'ensemble pied + tête c'est le pied qui, volumétriquement, joue le rôle essentiel.

Ici les courbes (fig. 8) sont bien moins séparées les unes des autres que dans les figures précédentes. Cependant, en dépit des chevauchements des courbes III et V notamment, l'ordre de leur étagement est dans l'ensemble le même que sur les autres figures ; si par exemple, pour plus de clarté dans la lecture, on ne considère que les courbes en positions extrêmes : I (Patelles à Cirripèdes) et VII (sous manteau), on voit que la courbe I est constamment au-dessous de la courbe VII. Cela signifie que la turgescence des Patelles-sous-algues n'est pas uniquement une question de gonflement des viscères, mais que le pied y participe.

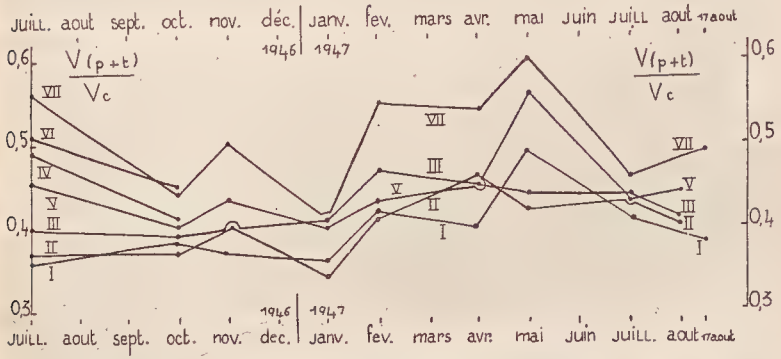



Fig. 8. — Etude, au cours d'une année, du rapport du volume du pied au volume de la coquille, en divers milieux. Même numérotage des courbes que dans la figure 4.

Il y a encore ici les deux maxima et les deux minima aux mêmes saisons que sur les autres figures, mais ici c'est le sommet de printemps qui est nettement le plus accentué, et le sommet d'automne qui est le plus faible. Il y a donc à ce point de vue une sorte de compensation entre la glande génitale (qui est à mon avis la grande responsable du gonflement de la masse viscérale) et la partie végétative du corps.

## DISCUSSION ET OBSERVATIONS COMPLEMENTAIRES

Considérons maintenant l'ensemble des éléments de prospérité étudiés ci-dessus. On peut, au point de vue des résultats,

distinguer trois catégories, les deux premières formées chacune par un seul élément, et la troisième contenant tout le reste.

1°) *Poids de la coquille.* Résustat négatif : non-soumis à l'influence du milieu. Je n'y reviendrai pas.

2°) *Densité de population.* Rappelons que lorsqu'on va des rochers battus et dénudés vers les rochers abrités et couverts de Fucacées on voit cette densité, d'abord assez forte, augmenter brusquement au voisinage des Fucacées, puis diminuer brusquement sous le manteau de Fucacées où elle tombe au plus bas. C'est un phénomène très particulier.

3°) *Autres éléments.* Quand on va des rochers battus et dénudés vers les rochers abrités et couverts de Fucacées, on voit dans l'ensemble augmenter :

La taille.

La vitesse de croissance.

La précocité saisonnière de la reproduction.

La turgescence de l'animal et le rapport du volume de l'animal au volume de la coquille.

Nous ne mentionnons pas ici les milieux spéciaux (estuaire ; égoût), mais nous y ferons appel dans la discussion.

Cette troisième catégorie étant la plus importante, c'est par elle que nous commençons les discussions, laissant pour la fin la discussion de la densité de population qui s'écarte, on le voit, du schéma général et requiert donc certainement des explications particulières.

### *Discussion des éléments n°s 1, 3, 4 et 6*

A quoi peut être due cette prospérité croissante des Patelles, observable lorsqu'on va d'un rocher battu et dénudé vers un rocher abrité et couvert de Fucacées ? On peut penser à trois facteurs :

A. — Le calme de l'eau, qui augmente quand on quitte les rochers avancés pour se diriger vers les anses et les estuaires.

B. — La pollution de l'eau et l'envasement des berges, qui varient dans le même sens.

C. — La présence des Fucacées, résultant du calme de l'eau, mais agissant par elle-même, par son rôle nutritif.

### A. — *Calme de l'eau*

Je ne crois pas que ce soit là le facteur essentiel. Au contraire, Hatton a montré (1938, p. 293-294) que les mouvements de l'eau favorisent la croissance, qu'il s'agisse des courants (p. 294) ou

des vagues (p. 293). En 1941 j'ai confirmé et étendu les résultats concernant l'action des courants (p. 8).

B. — *Pollution de l'eau et envasement des berges*

Je crois que ce facteur joue un rôle important, probablement d'ordre nutritif, mais qu'il ne joue toutefois pas le rôle principal.

1°) Pollution de l'eau

Estuaire. — A Port-Saint-Hubert l'eau est très réductrice, c'est-à-dire chargée de matières organiques dissoutes. Dans un précédent travail (1941, pp. 10 et 27) j'ai déjà supposé que ce fait pouvait contribuer à expliquer l'extrême rapidité de la croissance en cette station, concurremment avec la présence de vase en suspension (eau très trouble) et d'un léger enduit de vase sur les parois rocheuses. Rappelons que cette croissance étudiée en 1941 concernait des Patelles à Cirripèdes. Leur croissance linéaire est 14 fois plus rapide, leur croissance volumétrique 22 fois plus rapide, que celle des Patelles à Cirripèdes vivant sur le littoral (Dinard).

A ces données s'ajoutent aujourd'hui les suivantes.

Chez ces Patelles à Cirripèdes de Port-Saint-Hubert, le rapport du volume de l'animal au volume de la coquille, et les rapports connexes, sont très supérieurs à ce qu'ils sont chez les Patelles à Cirripèdes de Dinard : ils sont voisins de ceux qui s'observent chez les Patelles vivant parmi les algues : les figures 4, 6, 7, 8 le montrent (courbe IV sur chacune de ces figures). Je n'ai pu construire que des débuts de courbes, car l'exiguité du domaine utilisable, et l'épuisement rapide de la population du fait de mes prélèvements, m'ont vite arrêté ; mais il n'y a aucune raison de supposer que ces courbes n'auraient pas continué à accompagner les courbes des Patelles vivant avec les algues (courbes V et VII sur chaque figure), et à rester constamment au-dessus des courbes des Patelles à Cirripèdes de Dinard (courbe I).

Egoûts. — Un autre exemple de stations polluées, est constitué par le débouché des égoûts.

Les Patelles qui s'y trouvent ont leur croissance accélérée. Nous avons rappelé plus haut que cette constatation est due à Hatton (1938, p. 298 à 300), qui a montré que la croissance linéaire est de 13 à 14 mm. en 3 ans, soit 4 à 5 mm. par an au lieu de 1 à 1,5 dans les conditions normales. La croissance

est donc approximativement triplée. Ces résultats avaient été obtenus devant les égoûts de Saint-Malo et Saint-Servan.

Il me paraît évident, bien que je n'aie pas fait de mesures, qu'il doit en être de même devant l'égoût de Dinard. Je rappelle qu'en cet endroit les Patelles atteignent une grande taille (47 mm., donc de même ordre que sous les algues, ou qu'à Port-Saint-Hubert) ; de plus elles sont très abondantes.

Mais, ainsi que je l'ai mentionné plus haut, la date annuelle de maturation ne subit nulle avance par rapport à celles des Patelles à Cirripèdes ; de plus l'animal est très flasque, comme pour les Patelles à Cirripèdes. Les figures 4, 6, 7, 8 qui donnent les courbes du rapport du volume de l'animal au volume de la coquille, et des rapports connexes, montrent que les courbes des Patelles d'égoût (courbe II sur chaque figure) accompagnent, tout au long de l'année, celles des Patelles à Cirripèdes (courbe I), et nullement celles des Patelles sous algues (courbe VII).

Autrement dit : s'il est vrai que les Patelles d'égoût présentent pour leur coquille et leur animal un accroissement plus rapide que celui des Patelles à Cirripèdes et une taille finale plus élevée, par contre il ne se surajoute à ces deux aspects de prospérité aucun phénomène de prospérité supplémentaire comparable à ceux qui caractérisent les Patelles sous algues et les Patelles d'estuaire : obésité ; accélération de la maturation annuelle.

On est donc, semble-t-il, appelé à supposer que, si la nutrition de ces Patelles d'égoût est bien plus active que celle des Patelles à Cirripèdes (puisque la croissance est plus rapide, sans doute par l'apport nutritif des substances organiques de l'égoût), elle n'équivaut cependant pas à celle des Patelles d'estuaire ou des Patelles sous algues, soit que certaines substances favorables ne soient pas apportées par l'égoût, soit au contraire que l'égoût déverse certains produits toxiques limitant la prospérité (1).

Remarquons qu'on pourrait encore, pour expliquer la croissance rapide des Patelles d'égoût et des Patelles d'estuaire, invoquer l'eau douce qui parvient en ces deux milieux. Je ne suis pas à même de discuter cette question, et me bornerai à faire remarquer qu'il est plus facile de comprendre une action favorisante par apport de substances organiques supposées nourrissantes, qu'une action favorisante par présence d'eau douce, dont le mécanisme ne m'apparaît pas.

(1) Notons que les Patelles de l'égoût ont l'intestin peu rempli, souvent même vide, qu'elles ne montrent pas de faeces dans la cavité palléale et n'en livrent pas dans le cristallisoire où on les place.

2°) Enduit de vase

Les Patelles de Port-Saint-Hubert vivent sur des parois rocheuses qui sont le plus souvent (et en tous cas pendant les mortes-eaux d'hiver) enduites d'une mince couche de vase.

La présence de cette même vase dans l'intestin de ces individus (1) amène à penser qu'elle joue un rôle important dans la vitesse de croissance et dans l'obésité de ces animaux.

Notons d'ailleurs qu'une telle action doit aussi exister en dehors du milieu d'estuaire, en eau de mer normale : à Dinard, sous le manteau d'*Ascophyllum*, la roche n'est pas toujours propre : dans bien des recoins elle est enduite de vase, et il n'y a aucune raison de supposer que les rares Patelles qui habitent ces recoins, n'y profitent pas de la vase en même temps que des algues.

### C. — *Présence des Fucacées*

Je pense que là est le facteur principal de la prospérité. Et je pense que les algues agissent, non pas en tant qu'abri, mais en tant qu'aliment.

Je réunis ci-dessous les constatations et arguments favorables à cette explication.

Fig. 9. — Une pousse d'*Ascophyllum nodosum*, rongée et sectionnée par les Patelles (Saint-Enogat, avril 1946).

On sait depuis longtemps que les Patelles sont herbivores. Pour ma part, j'ai vérifié qu'elles mangent les *Ascophyllum nodosum*. Elles y font, par le mouvement de leurs dents radulaires, des entailles en forme de croissants (fig. 9). C'est surtout au printemps (exemple : Saint-Enogat, 18 avril 1946) qu'il m'a été donné d'observer l'activité des Patelles à ce point de vue. Il est même fréquent de voir des Patelles qui ont placé l'extrémité d'une pousse d'*Ascophyllum* sous leur coquille qui la

(1) Les Patelles à Cirripèdes de Port-Saint-Hubert ont l'intestin rempli de vase. Les individus ramenés au laboratoire livrent des faeces étroits, gris, manifestement faits de vase. Les Patelles de Port-Saint-Hubert vivant près des Fucacées ou sous les Fucacées, ont leur contenu intestinal brun par place, gris par place, ce qui montre qu'elles alternent des repas d'algues et des repas de vase. L'intestin des Patelles de Port-Saint-Hubert est beaucoup moins rempli que celui des Patelles vivant, à Dinard ou à Cancale, sous les algues ou près des algues.

maintiennent appliquée au sol : elles peuvent ainsi manger commodément.

La multiplicité des entailles est telle, dans les touffes entourées d'une forte population de Patelles, que beaucoup de pousses de l'algue arrivent à être sectionnées (la pousse figurée ici est dans ce cas).

J'ai vérifié aussi que les Patelles mangent de la même façon les *Fucus vesiculosus* et les *Fucus platycarpus*.

On est donc en droit de supposer que les Patelles qui vivent parmi les Algues sont mieux nourries que les autres. Voyons donc ce que donne la comparaison des contenus digestifs.

*Aspect de l'intestin.* — Les Patelles vivant près des *Ascophyllum* ont le tube digestif *très rempli* avec une bouillie de la même couleur olive que les *Ascophyllum*.

Celles qui vivent sur des algues calcaires (*Lithothamnium*) ont le tube digestif *assez rempli* (nettement moins que dans le cas précédent) avec des débris parmi lesquels sont des morceaux incontestables d'algues calcaires, parfois roses, mais le plus souvent blanchis.

Celles qui vivent loin de toutes algues ont le tube digestif *vide ou très peu rempli*, son contenu est grisâtre et semble ne contenir que de faibles particules, obtenues vraisemblablement par grattage de la roche ou du test des Cirripèdes.

*Faeces.* — Les faeces sont bien plus abondants chez les Patelles vivant avec les algues, que chez les Patelles à Cirripèdes. En effet :

Des lots sont récoltés comparativement, au même niveau, et mis à sec dans des sceaux de toile ; au bout d'une heure, si on manipule les Patelles prises près des algues, elles laissent de nombreux faeces sur le fond du seau, tandis que dans l'autre lot les manipulations ne font pas apparaître de déjections ; si on examine alors la cavité palléale, on voit que chez 45 % des individus du premier lot elle contient des déjections libres, qui sont brunes et bien gonflées, tandis que dans le second lot aucun individu n'en présente ; ce second lot mis ensuite à vivre dans un cristallisoir fournit de très rares déjections grises, très grêles, d'aspect presque « vide », tandis que le premier lot fournit de nombreuses déjections brunes et bien gonflées.

L'examen des faeces sous le microscope donne les mêmes résultats que celui des contenus intestinaux : les déjections du premier lot, cohérentes se montrent formées de fragments d'algues ; celles du second lot, non-cohérentes, sont faites d'une sorte de poussière de grattage.

*Discrimination de l'action nutritive et de l'action protectrice des Fucacées.* La présence des Fucacées étant liée au calme de l'eau, cette discrimination n'est pas facile. Je rapporte cependant une série d'observations qui, de façon un peu indirecte, tendent à cette descrimination et permettent d'apprécier l'importance de l'action nutritive.

Je me place dans les conditions suivantes : considérons une paroi rocheuse portant de petites touffes disséminées de Fucacées. Certaines de ces touffes peuvent venir à disparaître. Du jour où elles disparaissent, un effet brutal se marque sur les

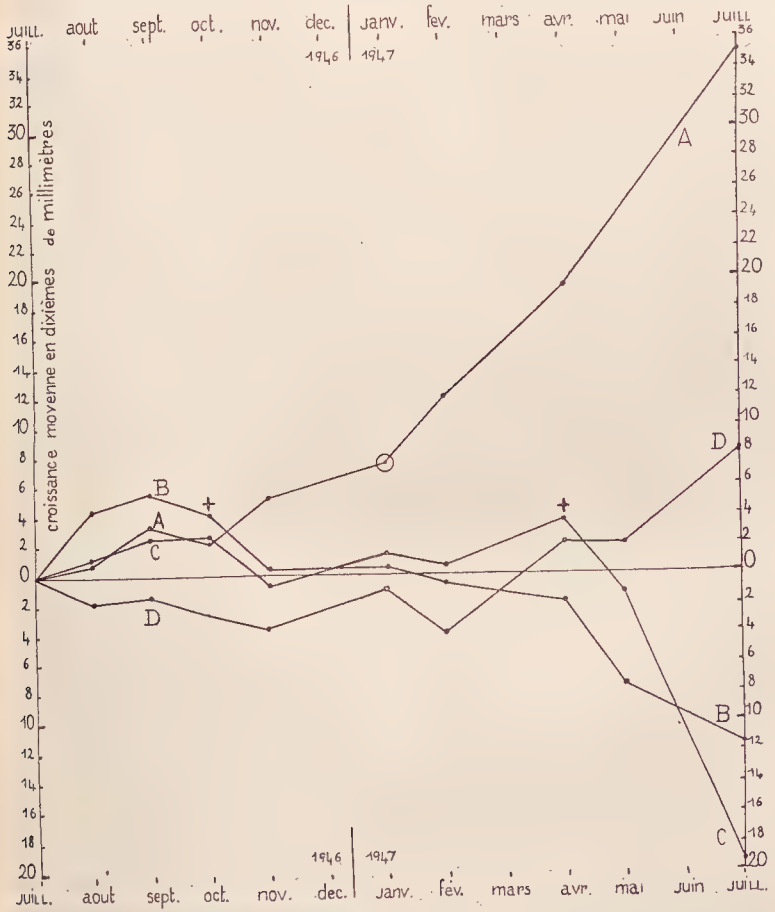



Fig. 10. — Croissances moyennes de lots de *Patella vulgata* dans des cas particuliers (voir le texte). Toutes les tailles moyennes initiales sont ramenées au point d'origine, puis, chaque mois, on porte le nombre de dixièmes de millimètres constituant la croissance moyenne ou la diminution moyenne du lot. Les croix indiquent, pour les lots B et C, le moment où les Fucacées ont complètement disparu du territoire du lot. Sur la courbe A, le cercle marque le moment où les Patelles se sont resserrées autour des Fucacées (voir la note infra-paginale à la fin de ce chapitre).

courbes de croissance des Patelles groupées autour de leur emplacement ; on ne peut pas dire que le district soit devenu brusquement moins calme, tandis qu'on peut dire que la nourriture vient brusquement à manquer.

Qu'on veuille bien considérer (fig. 10) les courbes A, B, C, D, dans leur allure générale (1).

La courbe A est relative à un groupe entourant une touffe de Fucacées qui a subsisté d'un bout à l'autre des observations (bien que sa surface se soit réduite). Ce lot de Patelles s'accroît très notablement (localité : Port-Riou près Saint-Enogat. Les trois autres courbes sont relatives à des lots de La Petite Conchée, Sud).

Le lot B, groupé autour d'une touffe de Fucacées, s'accroît d'abord ; mais les Fucacées diminuent beaucoup en août, sont en cours de disparition en septembre, et ont complètement disparu en octobre : la croissance des Patelles fait place à une réduction (2).

Le lot C est similaire. La touffe de Fucacées existe au début, il n'y en a presque plus en novembre, et elles disparaissent totalement en avril suivant, disparition suivie d'une chute brusque de la courbe.

La courbe D est différente. Elle concerne des individus qui, en juillet, étaient groupés autour d'une place vide, qui très évidemment était l'emplacement d'une touffe disparue. La courbe descend, puis s'arrête, puis remonte. On peut donc se demander si, au bout d'un certain temps, les Patelles (les rares Patelles qui ont réussi à ne pas mourir, voir ci-après) ne s'adaptent pas à la situation, apprenant à utiliser, comme le font les Patelles à Cirripèdes, les infimes ressources de la roche nue.

La mortalité de ces lots est la suivante : les lots B, C, D, formés chacun de 10 individus au début des observations, n'en comptent plus, au bout d'un an, que 1, 2, et 1, respectivement (mortalité 8 à 9 dixièmes). Tandis que dans le lot A la mortalité, quoique forte, est loin d'atteindre une pareille propor-

(1) Leur allure de détail est très irrégulière, surtout vers la fin ; ce fait tient à ce que chaque courbe concerne un lot constitué seulement d'un très petit nombre d'individus ; en particulier les lots B, C, D, vers la fin, étaient réduits à presque rien par une mortalité intense que nous chiffrerons plus loin.

(2) Cette réduction du diamètre de la coquille peut sembler surprenante. Mais, lorsque l'animal cesse de croître et de secréter de nouvelles portions de coquille, le frottement des bords de la coquille contre le rocher ne cesse pas pour cela : la diminution est due à cette usure. Ce phénomène, qui chez *Patella vulgata* est en quelque sorte accidentel, revêt chez une autre espèce, *Patella aspera*, un caractère régulier, cyclique : car chaque année sa coquille s'accroît de janvier à août, et diminue (moins qu'elle ne s'est accrue) d'août à janvier (E. Fischer-Piette, 1941, p. 13).

tion : elle est de 5,6 dixièmes (16 individus initialement, 7 finalement).

L'étude détaillée de l'histoire de ce lot A va nous donner un autre argument en faveur de l'action des algues sur la croissance.

Au début des observations, en avril 1946, alors que la touffe de Fucacées (*Ascophyllum*) était circulaire, les Patelles qui l'entouraient étaient alignées sur une *ellipse*, dont la moitié était occupée par le cercle d'algues (ayant pour centre un foyer de l'ellipse), tandis que l'autre moitié était dépourvue d'algues. Ceci fait supposer que les algues avaient primitivement occupé toute l'ellipse et qu'une partie avait ensuite disparu. Or les individus les plus éloignés des algues ne s'accroissaient pas ou même généralement diminuaient de taille (et trois d'entre eux disparurent rapidement), tandis que les autres s'accroissaient vigoureusement. Ces faits s'observèrent jusqu'en janvier 1947 inclus ; mais, en février, je constatai que les individus éloignés, jusque là immobiles, étaient venus se regrouper contre la touffe ; et à partir de ce moment ils cessèrent de diminuer de diamètre et au contraire s'accrurent comme le reste du lot (1).

### *Discussion sur la densité de population*

Il ne nous reste plus à commenter que cet élément de prospérité. Rappelons brièvement comme se présente la question.

Sur la plupart des points, quand on passe d'une surface dépourvue d'algues (garnie de Cirripèdes) à une surface couverte d'un épais manteau de Fucacées, on voit la densité s'abaisser brusquement, passant par exemple de 100 par m² à 50 par m².

Mais en quelques points se surajoute une zone intercalaire : sur quelques décimètres avant d'arriver aux Fucacées, existe une population de Patelles, de taille intermédiaire entre les Patelles à Cirripèdes et les Patelles sous algues, mais de *densité* beaucoup plus forte : environ 500 par m².

Les mêmes densités très élevées se remarquent aussi dans des régions un peu différentes : sur certaines surfaces rocheuses semi-battues existent des peuplements *clairsemés* de *Fucus*

(1) C'est pour cette raison que la courbe A, exprimant la croissance moyenne de tous les individus du lot, monte bien plus vigoureusement vers la fin (après janvier 1947) qu'au début des observations (fig. 10).

Notons d'autre part que la touffe diminuera certainement d'importance pendant le cours de mes observations. Je rappelle par ailleurs, comme noté plus haut, que la mortalité se poursuivit (malgré le regroupement), jusqu'à atteindre en un an plus de la moitié de l'effectif.

(généralement *F. vesiculosus* var. *evesiculosus*), qui alors sont raides, dressés. Entre ces pieds régulièrement espacés, les surfaces rocheuses sont garnies de très nombreuses Patelles, de même taille et en même densité que dans le cas précédent.

Comment expliquer une pareille densité de population ? Par une plus abondante arrivée de larves sur ces points ? Je n'ai jamais rien constaté de tel, au contraire le nombre des très jeunes individus, durant la saison de fixation, m'a paru être plus faible dans cette zone surpeuplée d'adultes, que sur la roche normale à Cirripèdes.

Sans pouvoir proposer d'explication véritable, je suis plutôt porté à comparer cette bande surpeuplée, avec des formations d'aspect similaire mais concernant d'autres espèces : populations prédatrices groupées pour l'attaque frontale d'espèces-proies. Par exemple, en 1935 (1), j'ai observé des populations de *Mytilus edulis* encerclées par un front, en progression lente, d'une armée de *Purpura lapillus*, d'une extraordinaire densité ; et, en 1937 (2), H. Bouxin a décrit une attaque similaire par une armée d'étoiles de mer avançant et, en même temps, s'accroissant en nombre.

Pour que la comparaison soit valable, il faudrait prouver que le front des Patelles, lui aussi, avance, faisant reculer les Fucacées dévorées. J'ai longtemps pensé que cela ne pouvait pas être, parce que les Patelles, on le sait, sont sédentaires (chacune a un *emplacement* où elle revient après ses brèves promenades), et aussi parce que, dans le cas décrit plus haut où une touffe d'*Ascophyllum* entourée de Patelles avait manifestement subi une réduction, les Patelles gardaient leur emplacement, sans se rapprocher de leur nourriture qui fuyait ; mais, je l'ai noté, ce rapprochement finit par s'effectuer, 10 mois après le début de mes observations, et après ce regroupement les Patelles (surveillées pendant 6 mois encore) ne regagnèrent jamais leurs anciens emplacements. Elles se montrent donc capables de suivre l'Ascophyllum-proie.

D'ailleurs il se trouve que, partout où j'ai pris en observation des Patelles bordant le domaine des Fucacées, je me suis aperçu à la longue que les *Fucacées régressaient.*

A Cancaval, l'emplacement que j'avais signalé à diverses reprises (1927, p. 78 et 79 ; 1929, p. 419 ; 1941 pp. 8 à 10), et qui constituait pour moi le domaine-type, s'est bien modifié depuis le début de mes observations : en 1947 les Fucacées (Ascophyllum) n'y occupaient

(1) Histoire d'une Moulière. Observations sur une phase de déséquilibre faunique. Bull. biol. France Belgique, 1935, fasc. 2, pp. 153-179.

(2) H. Bouxin, 1937. Evolution d'une moulière. Bull. Soc. Zool. Fr., t, 62, pp. 244-250.

plus que la moitié de l'espace considérable sur lequel elles s'étendaient en 1927.

Sous le Laboratoire, les emplacements de ce même type, où je récoltais des lots de Patelles aux fins de biométrie, ont nettement diminué en un an (1946-1947).

A la Petite Conchée, les deux régions à Fucus (clairsemés, dressés) que j'avais prises en observation, ont si rapidement régressé sous l'action des Patelles que, je l'ai noté plus haut, au bout de quelques mois, les Fucus avaient disparu.

Il semble donc bien, que les points où s'observe un surnombre de Patelles, sont des points où les Fucacées reculent sous l'action destructrice de ces Patelles.

Mais cela ne nous explique pas pourquoi les Patelles sont si nombreuses en ces points.

On ne peut pas supposer qu'il s'agisse d'une prolifération, puisque les larves sont nageuses, entraînées dans le plankton.

Faut-il admettre qu'au cours de son avance la population de Patelles s'accroît par « ramassage » des individus précédemment situés sous le manteau de Fucacées ? Ces individus sont si peu nombreux, et l'avance est si lente, qu'une telle explication serait notoirement insuffisante.

Faut-il supposer que ce sont les Patelles à Cirripèdes qui quittent leurs emplacements pour venir affluer aux frontières du manteau de Fucacées ? J'ai déjà posé la question en 1941 (p. 9), et y ai répondu par la négative, n'ayant jamais pu retrouver, au sein de cette population dense, aucun des individus à Cirripèdes, marqués au coaltar, qui avaient disparu de mes chantiers d'observation placés au voisinage (les observations ont duré 15 mois.

Faut-il supposer que ce sont au contraire les Patelles situées sous les Fucacées (à supposer que les larves s'y établissent en nombre plus grand qu'il ne semble) qui émigrent vers la bordure du domaine des Fucacées, et s'arrêtent dès qu'elles ont trouvé l'espace et la lumière ? Une telle explication ne pourrait pas s'appliquer au cas des Patelles groupées nombreuses autour d'une petite touffe d'*Ascophyllum*, ni, semble-t-il, au cas des *Fucus* clairsemés avec très nombreuses Patelles intercalaires.

Faut-il supposer une moindre mortalité ? Cela est vraisemblable car il m'est apparu (sans toutefois que j'aie procédé à des recensements) qu'il y a beaucoup plus d'individus adultes par rapport aux jeunes individus, dans une telle population que parmi les Patelles à Cirripèdes. Mais je dois rappeler que la mortalité observée autour d'une touffe d'Ascophyllum fut

de 9 individus sur 16, en un an (Port Riou près Saint-Enogat). Cette question appelle donc de nouvelles observations.

***

Maintenant, laissant de côté ce cas un peu particulier, observable seulement sur certains points, cherchons à expliquer le processus normal, essentiel, des questions de densité, à savoir, que la densité est beaucoup plus faible sous un manteau de Fucacées, que sur la roche découverte, peuplée de Cirripèdes.

Nous avons rappelé plus haut les résultats de Hatton concernant la *densité de fixation :* elle est plus forte sur un point battu (Décollé Ouest) que sur un point semi-abrité (Décollé Est); résultat qu'a confirmé l'étude que j'ai faite de la *densité finale :* au Décollé Ouest elle se montre plus forte qu'au Décollé Est, que l'on considère le nombre d'individus de chaque espèce de Patelles, ou le nombre total de Patelles.

Ces résultats, obtenus sur des parois rocheuses dépourvues de Fucacées, permettent donc de penser que le calme de l'eau défavorise la fixation, et ils peuvent contribuer à expliquer que sur les surfaces couvertes de Fucacées la densité soit faible, puisqu'on sait que les Fucacées ne prospèrent qu'en milieu franchement calme.

Mais je pense qu'il faut en outre considérer le manteau de Fucacées comme constituant un obstacle mécanique rendant difficile aux larves de Patelles d'atteindre le rocher pour s'y établir. Là où les mouvements de l'eau sont suffisants pour soulever les Fucacées (vague du littoral ; forts courants de Cancaval dans la Rance), un certain nombre de larves, à la faveur de ces mouvements, parviennent au rocher ; mais là où les mouvements de l'eau sont très faibles (Port-Saint-Hubert, pas de vagues, et presque pas de courant sur la face nord de la pile du pont ainsi que le long de la cale), les larves n'arrivent qu'en tout petit nombre ; rappelons que la densité des Patelles tombe à 23 par $m^2$ sur la face nord de la pile du pont, et à 1 par $m^2$ sur la maçonnerie verticale de la cale, où les *Ascophyllum* forment un manteau épais. Sur cette dernière maçonnerie, le fait, signalé plus haut (p. 17), qu'il existe une petite « clairière » sans Fucacées où les Patelles existent en nombre normal (9 dans 0 $m^2$ 24, soit 216 au $m^2$), montre bien le rôle mécanique inhibiteur du manteau d'algues, car il est bien évident que les mouvements de l'eau ne sont pas plus forts au niveau de cette clairière que sur le reste de la surface : simplement les larves peuvent arriver là sans obstacle.

## RESUME DE LA PREMIERE PARTIE

Je me suis efforcé d'étudier séparément les uns des autres un certain nombre des éléments de prospérité de *Patella vulgata*, selon le milieu de vie. La taille, la vitesse de croissance, la précocité de la reproduction annuelle, la turgescence de l'animal, sont des éléments de prospérité qui se comportent sensiblement de la même façon : ils marquent une augmentation quand on va des rochers battus et dénudés (où habitent cependant la plupart des individus) vers les rochers abrités et couverts de Fucacées (où ne se trouvent pourtant que des populations raréfiées). Cette prospérité en milieu calme, ne paraît pas due au calme de l'eau ni à un rôle protecteur des Fucacées, mais au rôle nutritif des Fucacées ; et, dans quelque mesure, à l'impureté de l'eau et à l'envasement des berges, ces deux derniers facteurs paraissant être aussi d'ordre nutritif : en milieu d'estuaire la croissance, se détachant des autres éléments de prospérité, atteint une vitesse prodigieuse.

Le voisinage des égoûts favorise la taille et la vitesse de croissance, mais non la précocité de la reproduction ni la turgescence de l'animal.

La longévité se comporte, en gros, de façon inverse de la vitesse de croissance, mais dans le détail ses variations sont complexes. En milieu d'estuaire la vie est remarquablement brève malgré la grande taille qu'atteignent les échantillons.

La densité de population, qui constitue un autre élément de prospérité, est bien plus forte sur les rochers battus et dépourvus de Fucacées (bien que ce milieu soit presque dépourvu de nourriture), que sur les rochers abrités (où pourtant abonde la nourriture), sans doute parce que la force des vagues favorise directement l'établissement des larves sur le rocher, tandis que les manteaux de Fucacées constituent au contraire un obstacle mécanique à cet établissement. Mais entre ces deux domaines (roche dénudée, riche en Patelles ; roche couverte, pauvre en Patelles) se trouve sur certains points un troisième domaine, linéaire, où la densité de population des Patelles atteint des chiffres extraordinairement élevés : ces territoires spéciaux sont à la frontière entre les deux précédents domaines. Ce dernier phénomène semble difficile à expliquer mais évoque les fronts d'attaque d'une population-proie (ici les Fucacées nutritives) par une armée de prédateurs (ici les Patelles). Quoi qu'il en soit, si l'on veut considérer globalement l'ensemble des éléments de prospérité et décider quel est l'ha-

bitat le plus favorable à l'espèce, c'est en ce domaine-frontière, sporadique et somme toute exceptionnel, qu'il faut le situer. Car, marquant de loin l'optimum pour la densité, il est en même temps assez favorable à la turgescence, à la précocité de la reproduction, et, dans quelque mesure, aux autres éléments de prospérité : taille, vitesse de croissance, longévité (1).

## BIBLIOGRAPHIE DE LA PREMIERE PARTIE


Fischer-Piette (E.) 1927. — Les conditions d'existence des Patelles dans la région de Saint-Malo. *Journ. de Conchyl.*, LXXI, pp. 73-79.

— 1929. — Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. *Ann. Ins. Océanogr.*, 2e s., V, fasc. 3, p. 205-428.

— 1941. — Croissance, taille maxima et longévité possible de quelques animaux intercotidaux, en fonction du milieu. *Ann. Inst. Océanogr.*, 2e s., XXI, n° 1, pp. 1-28.

— 1946. — Nouvelles observations sur les Patelles à croissance rapide du milieu d'estuaire. *Bull. Labor. marit. Dinard*, fasc. 27, p. 22-26.

Hatton (H.). 1936. — Observations sur l'habitat et sur la croissance de *Patella vulgata*. *Bull. Labor. marit. Dinard*, fasc. 15, pp. 1-3.

— 1936. — Essai de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. Océanogr.*, 2e s., t. XVII, fasc. S, pp. 241-348.

— et Fischer-Piette (E.). — Observations et expériences sur le peuplement des côtes rocheuses par les Cirripèdes. *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 592, pp. 1-15.

Orton (J.-H.). 1929. — Observations on *Patella vulgata*. Part. I, sex-phenomena, breeding and shell growth. *Journ. mar. biolog. Assoc.*, vol. 15, pp. 851-862.
Part. II, Rate of growth of shell. *Ibid*, p. 863.
Part. III, Habitat and habits. *Ibid.*, vol. 16, pp. 81-108.


(1) Ces conclusions s'appliquent à *Patella vulgata* L. Il n'est pas sans intérêt de noter que l'espèce très voisine *Patella intermedia*, qui est étroitement mêlée à *P. vulgata* sur les rochers battus et dénudés, ne l'accompagne pas dans le domaine abrité, ni même à la frontière des deux domaines, non plus que dans les eaux polluées. Sa vitesse de croissance, sur les rochers battus, est aussi réduite que celle de *P. vulgata*. Voilà donc une espèce qui ne se trouve que dans un milieu très peu favorable. Cette constatation vaut pour la région normano-bretonne, mais peut-être serait-elle modifiée dans des régions situées plus loin de la frontière géographique de l'espèce, qui ne dépasse pas le Cotentin.

## IIe PARTIE

## Sur la Spécificité des Patelles

### RAPPEL DES RESULTATS RECEMMENT ACQUIS

On sait qu'en dépit de leur extrême abondance, et de leur importance primordiale dans la zone des marées, dont elles sont peut-être l'élément le plus caractéristique, les Patelles de nos côtes créent des difficultés aux systématiciens. Pendant un siècle, ceux-ci ont pu, à leur gré, proclamer la séparation spécifique de nombreuses formes ou leur réunion en une seule espèce (voir l'historique dans mon travail de 1955).

Les progrès de l'étude de leur spécificité n'ont réellement commencé qu'avec Dautzenberg (1887, 1900, 1906). Cet auteur a reconnu la présence, en Bretagne, de trois espèces, *P. vulgata* L., *P. intermedia* Jeffreys, et *P. depressa* Pennant, ce dernier nom appliqué à tort, non à l'espèce de Pennant (qui est en réalité la forme que Jeffreys a appelée *P. intermedia*), mais à celle qu'on a souvent appelée *P. athletica* Bean, nom que j'ai mis en synonymie de *P. aspera* Lamark.

En 1935 et 1941, j'ai, pour la région bretonne, confirmé les conclusions de Dautzenberg en y ajoutant la distinction de la forme des dents radulaires et en y ajoutant aussi des différences dans la répartition horizontale ; je les ai étendues à d'autres régions (Cornouailles anglaises notamment) et ai élucidé par des procédés analogues les caractères des espèces méditerranéennes. Mais par ailleurs j'ai montré que ces distinctions, si nettes en certaines régions, s'effacent plus ou moins en d'autres régions (côte basque ; île de Wight, etc.), où les caractères prennent une allure désordonnée et viennent se mélanger ou se confondre.

Depuis ces travaux de 1935, l'étude de la spécificité a encore accompli des progrès :

En 1940, à l'île de Man, l'auteur anglais Eslick, après des études très soignées faites par les mêmes procédés que j'avais employés, a confirmé la séparation spécifique entre *P. aspera* (que l'auteur appelle *P. depressa*) et *P. vulgata*. Ses récoltes ne comportaient pas de *P. intermedia*. En 1946, M^me^ Laure J. Lhoste, travaillant au Laboratoire de Dinard près Saint-Malo, a établi que les trois espèces reconnues dans cette région, se distinguaient aussi par la microsculpture de leur coquille.

En 1946 aussi, un fait important a été découvert par J.-H. Orton, dont je traduis ici le texte : il a « trouvé que tandis que les périodes de reproduction de *depressa* [il s'agit en fait d'*aspera*] et *intermedia* sont jusqu'à un certain point semblables, elles diffèrent de celle de *vulgata*, ce qui fournit la première différence spécifique physiologique ». Il ajoute qu'il y a chevauchement de ces périodes de reproduction (permettant les études de croisements), mais ne nous renseigne pas sur les dates de ces périodes.

Postérieurement aux observations de Orton (faites pendant la guerre), mais antérieurement à leur publication, j'avais fait indépendamment la même découverte, et ai mentionné en 1946 les premières précisions de dates (Jour. de Conchyl., 87, p. 83-84) : j'avais constaté le 15 juillet 1946 que, à Dinard, *P. intermedia* et *P. aspera* étaient en pleine reproduction alors que *P. vulgata* était au repos et ne commença à mûrir ses produits sexuels qu'entre le 5 et le 10 août. La publication du travail de Orton est du 3 août.

J'avais en effet commencé en juillet une étude du cycle annuel de reproduction des 3 espèces, étude dont je développe plus loin les résultats.

En 1946, dans le travail cité ci-dessus, Orton note un autre fait important : « *P. intermedia* has as yet been found only in the south and south-west of England », ce qui semble impliquer qu'à la différence de répartition géographique que j'avais observée dans la Manche orientale (où *P. intermedia* et *aspera* s'arrêtent aux îles Saint-Marcouf tandis que *vulgata* continue vers l'Est) s'en ajoute une autre en direction de la Mer d'Irlande où *P. vulgata* et *aspera* existent mais où *P. intermedia* pourrait faire défaut. Je rappelle que vers le Sud l'inverse se produit, *P. intermedia* ayant été cité jusqu'au Sénégal mais n'y étant accompagné ni de *P. vulgata* ni de *P. aspera*.

En 1947, à Dinard, J. Brouardel (travail en cours d'impression) a étudié le mode d'infestation des Patelles par l'*Urceolaria patellæ* (Cuénot). Il a montré « qu'il existe chez l'*Urceolaria patellae* au moins deux espèces physiologiquement distinctes,

l'une ayant les *Patella aspera* pour hôte, pouvant être infestée par les Zooxanthelles des mares à Lithothamnion, pouvant accidentellement se fixer sur les branchies les *Patella vulgata*, mais incapable de s'y adapter, l'autre ayant *Patella vulgata* pour hôte, incapable d'être infestée par les Zooxanthelles, peut-être moins spécifique que l'espèce précédente, mais qui ne semble pas pouvoir s'adapter définitivement aux *Patella aspera* ». Les observations faites sur *P. intermedia* ne permettent pas encore d'énoncer des conclusions sur cette espèce ; mais on voit déjà que ce travail apporte un fort argument en faveur des différences spécifiques entre *P. aspera* et *P. vulgata*.

J'ai maintenant à apporter les résultats de mes dernières observations. Ils sont de deux ordres. En premier lieu j'ai fait de nouvelles études de la spécificité dans la région de Saint-Malo, portant d'une part sur le cycle de reproduction, et d'autre part sur la biométrie, le rapport de la longueur de la radule à la longueur de la coquille, étudié dans mes travaux antérieurs, faisant place cette fois au rapport de la longueur de la radule à la racine cubique du volume de la coquille. En second lieu j'ai réétudié les Patelles de la côte basque à spécificité incertaine.

## NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA SPECIFICITE DANS LA REGION DE DINARD

### 1°) *Cycle annuel de reproduction*

J'ai étudié à divers moments de l'année la proportion des individus en reproduction (glande génitale gonflée de produits colorés) et au repos (glande génitale vide), pour les 3 espèces. Les observations ont été faites à la Pointe du Moulinet (Dinard).

POURCENTAGE D'INDIVIDUS MURS

| | P. vulgata | P. intermedia | P. aspera |
|---|---|---|---|
| 15 Juillet 1946 .... | 0 | « Tous » | « Tous » |
| 5 août ..... | 0 | « Tous » | « Tous » |
| 11 août ..... | commencent | « Tous » | « Tous » |
| 11 septembre ..... | 44 % | « Tous » | « Tous » |
| 10 octobre ..... | 93 % | « Tous » | « Tous » |
| 6 novembre ..... | 95 % | 40 % | « Tous » |
| 8 janvier 1947 ... | 92 % | 18 % | 0 |
| 8 février ..... | 55 % | 24 % | 48 % |
| 5 avril ..... | 5 % | 20 % | 60 % |
| 20-28 mai ..... | 10 % | 90 % | 38 % |

| | | | |
|---|---|---|---|
| 24 juin ..... | (non mesuré) | 98 % | 68 % |
| 5 juillet ..... | 0 | 86 % | 96 % |
| 7 août ..... | 0 | 100 % | 100 % |
| 22 novembre ..... | 93 % | 37 % | 98 % |

La répétition des mêmes coefficients en novembre 1946 et novembre 1947, montre la valeur de ces données.

On voit donc que les *P. vulgata* ont leur maximum de maturité d'octobre à janvier et sont au repos pendant le printemps et le début de l'été (ainsi que le montrait déjà le graphique de la fig. 3) ; et que les deux autres espèces, au contraire, ont leur maximum en été et leur minimum en janvier. Il semble que chez *P. intermedia* la reproduction ne soit jamais complètement arrêtée ; mais, n'étant pas allé à Dinard en décembre, je ne puis assurer qu'il n'y aurait pas un « zéro » à ce moment.

La forte différence qui se manifeste ainsi entre *P. vulgata*, à reproduction automnale, et *P. intermedia* et *aspera*, à reproduction printanière et estivale, rappelle le contraste similaire que Hatton et moi-même avons observé entre les deux espèces fondamentales de Cirripèdes de la zone des marées : *Chthamalus stellatus*, à reproduction automnale, et *Balanus balanoides*, à reproduction printanière.

### 2°) *Biométrie radulaire*

On sait qu'en 1935 (p. 19) j'ai calculé le rapport R/C de la longueur de la radule à la longueur de la coquille, chez 40 individus de chaque espèce, et que j'ai trouvé :

| | Moyenne | Valeurs extrêmes |
|---|---|---|
| Patella aspera ..... | 1,15 | 0,95 et 1,40 |
| — vulgata ..... | 1,75 | 1,30 et 2,30 |
| — intermedia ..... | 2,10 | 1,60 et 2,50 |

En 1940, Eslick a trouvé à l'île de Man, pour les deux espèces qu'il a étudiées (66 *P. vulgata* et 27 *P. aspera*).

| | Moyenne | Valeurs extrêmes |
|---|---|---|
| Patella aspera ..... | 1,05 | 0,93 et 1,25 |
| — vulgata ..... | 1,51 | 1,13 et 2,00 |

En 1941, à Dieppe, j'ai eu pour *P. vulgata* (100 individus) une moyenne de 1,70 et les valeurs extrêmes : 1, 2 et 2,1 ; à Dinard, pour une surface donnée où les trois espèces étaient mélangées, j'ai établi le graphique, trimodal ; les valeurs correspondant aux trois sommets du graphique étaient : *P. aspera* 1,1 ; *P. vulgata* 1,7 ; *P. intermedia* 2,0.

Ces résultats ont donc montré que cette biométrie est bien discriminative pour *P. aspera ;* mais que pour séparer entre elles les deux autres espèces elle l'est fort peu, en dépit du souble sommet : les valeurs moyennes sont très proches l'une de l'autre, de sorte qu'il y a pour ces deux espèces un énorme chevauchement (1).

Or de nouveaux essais, résultant d'un projet que j'avais exprimé en 1941 (note infrapaginale p. 304) m'ont permis de constater qu'on pouvoit réduire ce chevauchement (donc rendre plus évidente l'existence de 3 espèces au sein d'une population donnée) en rapportant la longueur de la radule, non plus à la longueur de la coquille, mais à la racine cubique du volume de la coquille, qui évidemment varie moins avec les déformations individuelles.

On a alors, pour des lots de 50 individus de chaque espèce (Dinard 1947) :

| R / $3\sqrt{v}$ | Moyenne | Chiffres extrêmes |
|---|---|---|
| *P. aspera* ..... | 2,90 | 2,5 et 3,5 |
| *P. vulgata* (à Cirripèdes) ..... | 3,90 | 3,2 et 4,8 |
| *P. intermedia* ..... | 4,71 | 4,1 et 5,7 |

La valeur comparative de ce coefficient $R/3\sqrt{V}$ va nous être donnée par l'étude comparée des chevauchements ; *P. aspera* étant laissé de côté comme n'ayant pratiquement pas de chevauchement avec les deux autres espèces.

Les chiffres ci-dessous concernent, pour ce qui est de *P. vulgata*, une population normale de cette espèce (individus sur rocher nu avec Cirripèdes) (2) ; et des *P. intermedia* vivant avec ces *P. vulgata* (Dinard, pointe du Moulinet).

(1) Et encore n'ai-je comparé là, avec *P. intermedia*, que des *P. vulgata* ordinaires, normales (Patelles à Cirripèdes). Mais on sait que *P. vulgata* peut varier beaucoup de forme, dans des conditions écologiques particulières ; telles sont la variété *conica*, très élevée, vivant dans le haut de la zone des marées, et la forme aplatie de Port-Saint-Hubert. Pour ces formes, le rapport R/C est fortement altéré :

Pour 50 individus *conica* (1947)

| | Moyenne | Valeurs extrêmes |
|---|---|---|
| R/C | 2,34 | 2.0 et 2,6 |

Pour 50 individus de Port-Saint-Hubert (1947)

| | | |
|---|---|---|
| R/C | 1,50 | 1,2 et 2,0 |

On voit que la valeur moyenne de R/C pour les *conica* est supérieure à celle d'*intermedia* alors que celle des Patelles ordinaires (à Cirripèdes) lui est inférieure. Donc ce coefficient R/C ne permet pas, dans ce cas, la discrimination spécifique. Il faut donc réserver son usage aux essais de discrimination au sein d'une même population tripartite, comme je l'avais fait en 1935 et 1941.

(2) Je laisse donc de côté la forme *conica*, et les Patelles aplaties de Port-Saint-Hubert : ce sont des écotypes spéciaux, qui d'ailleurs ne vivent pas en compagnie de *P. intermedia*.

| | | Vulgata | Intermedia |
|---|---|---|---|
| R / C | Moyenne ..... | 1,80 | 2,06 |
| | Extrêmes ..... | 1,4 et 2,4 | 1,6 et 2,5 |
| R / 3$\sqrt{}$ V | Moyenne ..... | 3,90 | 4,71 |
| | Extrêmes ..... | 3,2 et 4,8 | 4,1 et 5,7 |

Zone de chevauchement :

Pour R/C, elle va de 1,6 inclus à 2,4 inclus, et comprend **95** individus sur 100 (50 *vulgata* et 50 *intermedia*).

Pour R/ 3 $\sqrt{}$ V, elle va de 4,1 inclus à 4,8 inclus et comprend **45** individus sur 100 (50 *vulgata* et 50 *intermedia*).

Donc le rapport R/ 3 $\sqrt{}$ V se montre un bien meilleur caractère différentiel que R/C, dans le cas précédent (1).

D'après cet exposé on voit donc que, depuis 1935, les travaux publiés tant en Angleterre qu'en Bretagne, et les résultats que j'apporte ici, ne font que confirmer de plus en plus la séparation spécifique des *Patella vulgata, intermedia* et *aspera.*

## NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA SPECIFICITE DANS LA REGION BASQUE

On sait comment, en 1935, j'ai présenté le tableau de la population de Patelles de la côte basque : j'y avais trouvé des représentants bien caractérisés des trois espèces bretonnes (2), mais aussi une multitude d'individus aux caractères très variables ; ces caractères étaient souvent intermédiaires à ceux des espèces bretonnes ; et souvent aussi ils étaient divergents :

(1) Sous réserve, toujours, que nous limitons son emploi à étudier *un mélange d'espèces,* sans prétendre donner à ce coefficient la valeur d'un caractère spécifique. A vrai dire, c'est pourtant ce que j'avais d'abord espéré : je pensais notamment que le coefficient R / 3$\sqrt{}$v devait être indépendant du degré d'aplatissement de la coquille. En ce cas, pour *Patella vulgata,* ce coefficient aurait gardé la même valeur pour la forme *conica,* la forme normale à Cirripèdes, et la forme aplatie de Port-Saint-Hubert. Or il n'en est rien :

| | | forme conica | forme normale | Port-Saint-Hubert |
|---|---|---|---|---|
| R / C | Moyenne ..... | 2,34 | 1,80 | 1,50 |
| | Extrêmes ..... | 2,0 et 2,6 | 1,4 et 2,4 | 1,2 et 2,0 |
| R / 3$\sqrt{}$ V | Moyenne ..... | 4,93 | 3,90 | 3,70 |
| | Extrêmes ..... | 4,2 et 5,5 | 3,2 et 4,8 | 3,2 et 4,9 |

(2) et la *Patella lusitanica* Gmelin, dont nous ne nous occuperons pas cette fois-ci.

généralement insolites, mais dans certains cas arrivant à rappeler de manière frappante les *Patella caerulea* L. de la Méditerranée, au point que je n'hésitai pas à admettre que l'espèce *P. caerulea* était représentée sur la côte basque.

Le fait, découvert par Orton et par moi-même, d'une différence dans les dates de reproduction, devait nécessairement être utilisé sur la côte basque : « Ces nouvelles notions vont peut-être permettre d'apporter quelque clarté dans l'étude de la population des Patelles de la côte basque : on sait qu'il y règne apparemment une grande confusion, déjà signalée par le Dr Paul Fischer et dont je me suis occupé à mon tour », écrivais-je dans le Journ. de Conchyl., vol. 87, bibliogr., p. 84.

Je me rendis donc sur la côte basque, en juin (1), saison où, en Bretagne, *P. vulgata* est au repos, *P. intermedia* en pleine maturité, et *P. aspera* en maturité partielle.

Les résultats répondirent pleinement à mon attente.

Tous les individus reconnaissables comme *P. vulgata* (48 exemplaires, étudiés à Biarritz et Saint-Jean-de-Luz étaient au repos.

Sur 66 individus reconnaissables comme *P. aspera* (Biarritz et Saint-Jean-de-Luz), 14 sont mûrs, 52 ne le sont pas. Soit : 21 % mûrs (à Dinard, 38 % à la fin de mai et 68 % à la fin de juin).

Une fois exclus les individus reconnaissables comme *vulgata* et *aspera*, on constatait que *tous les autres individus* (bien plus nombreux qu'eux) *étaient en reproduction*. C'est-à-dire :

1°) D'une part les Patelles reconnaissables comme *intermedia*.

2°), et c'est là le plus intéressant : presque tout l'énorme stock de Patelles insolites, y compris les Patelles (peu nombreuses) à allure de *caerulea*.

Si, de parti pris, on s'efforce de déterminer tout ce dernier stock comme *P. intermedia*, on constate alors qu'il y a très peu d'échantillons qui se refusent à être nommés.

Sur un lot de 200 individus prélevés, le 19 juin, à l'abri de la jetée Sainte-Barbe à Saint-Jean-de-Luz, j'ai :

165 individus, nommés, soit avec conviction, soit de parti-pris, *P. intermedia*.
36 *P. vulgata*
2 *P. aspera*
2 *P. lusitanica*. Et seulement
2 individus non déterminés.

(1) du 16 au 24 juin 1947.

Certes une pareille prédominance de *P. intermedia* est assez surprenante, mais elle n'est nullement invraisemblable.

De plus, je dois dire que, après avoir ainsi donné, de parti-pris, sans conviction, le nom d'*intermedia* à ceux des individus mûrs qui n'étaient visiblement pas des *aspera* ni des *vulgata*, je me suis rapidement convaincu qu'il s'agissait réellement de *P. intermedia*. Certes les caractères de l'espèce sont là incomparablement plus variables qu'ils ne sont en Bretagne : on s'apercevra, dans l'exposé ci-dessous des résultats de mes examens morphologiques (forme des dents des radules) et biométriques, que la variabilité est encore plus grande que je ne l'avais vue en 1935. Presque contradictoirement avec ce que j'ai avancé ci-dessus, mes résultats *renforcent* encore mes conclusions de 1935 sur la confusion de ces caractères; c'est donc bien à l'étude du nouveau caractère « reproduction » que l'on doit d'y voir maintenant plus clair.

1°) Rapport R/C de la longueur de la radule à la longueur de la coquille.

J'ai donné en 1935 les valeurs de ce rapport pour des individus *bien reconnaissables* pour appartenir à telle ou telle espèce, le stock des indéterminés étant laissé de côté. Les chiffres étaient les mêmes qu'en Bretagne :

| | Côte basque | Bretagne |
|---|---|---|
| P. aspera ..... | 1,10 | 1,15 |
| P. vulgata ..... | 1,75 | 1,75 |
| P. intermedia ..... | 2,20 | 2,10 |

Maintenant, en intégrant dans *P. intermedia* tout le stock des indéterminés, qu'allons-nous obtenir ? Voici l'examen d'un lot de 200 individus de Saint-Jean-de-Luz :

| | Moyennes | Extrêmes |
|---|---|---|
| P. aspera (2 indiv.) ..... | 1,05 | 1,0 et 1,1 |
| P. vulgata (36 indiv.) ..... | 1,60 | 1,4 et 2,0 |
| P. intermedia (165 indiv.) ... | 1,67 | 1,2 et 2,2 |

On voit que les deux dernières espèces, qui en Bretagne ont un R/C un peu différent, ont ici pratiquement la même valeur de R/C et deviennent indiscernables à ce point de vue : R/C d'*intermedia* est très abaissé, à mi-chemin de la valeur observée en Bretagne (2, 10) et du R/C de *P. caerulea* (1,10 en Méditerranée).

Si maintenant nous prenons l'*ensemble des individus* examinés en 1947 sur la côte Basque (Saint-Jean-de-Luz, Guétary,

Biarritz) et que nous fassions les moyennes générales, nous aurons :

| | Moyennes | Extrêmes |
|---|---|---|
| P. aspera (44 indiv.) ..... | 1,03 | 0,7 et 1,3 |
| P. vulgata (44 indiv. dont 16 conica).. | 1,89 | 1,4 et 2,9 |
| P. intermedia (196 indiv.) ..... | 1,70 | 1,0 et 2,6 |

Ceci confirme que R/C a pratiquement la même valeur chez *intermedia* et *vulgata ;* ici ce coefficient est même plus élevé chez *vulgata* que chez *intermedia,* cela est dû à la présence de 16 *conica* dans le lot des *vulgata.*

Mais une question se pose aussitôt : ces derniers résultats nous rappelant que la présence d'une forme élevée (*conica*) suffit à élever un rapport, ne peut-on inversement supposer que l'abaissement du rapport R/C chez *intermedia* est dû à un aplatissement ? Il est de fait que les individus que j'ai rangés sous la rubrique *intermedia* sont dans l'ensemble plus aplatis, que les *intermedia* de Bretagne. Le même phénomène existe pour *vulgata* et *aspera,* mais à un moindre degré. Voici en effet les valeurs du rapport l/h de la longueur de la coquille à la hauteur de la coquille.

| | Cote basque (1) | Bretagne |
|---|---|---|
| P. aspera ..... | 3,0 | 2,4 |
| P. vulgata ..... | 2,8 | 2,0 |
| P. intermedia ..... | 3,5 | 2,1 |

2°) Rapport $R / 3\sqrt{V}$.

Il nous faut donc faire entrer en jeu l'étude du rapport $R / 3\sqrt{V}$, pour essayer d'éliminer cette influence de l'aplatissement. Le résultat est le suivant (2).

| | Côte basque | | Bretagne | |
|---|---|---|---|---|
| $R / 3\sqrt{V}$ | Moyenne | Extrêmes | Moyenne | Extrême |
| P. aspera ..... | 2,87 | 2,5 et 3,4 | 2,90 | 2,5 et 3,5 |
| P. vulgata ..... | 4,38 | 3,8 et 5,2 | 3,90 | 3,2 et 4,8 |
| P. intermedia ..... | 4,66 | 3,6 et 6,0 | 4,71 | 4,1 et 5,7 |

On voit que les valeurs de ce rapport $R / 3\sqrt{V}$ sur la côte basque, ne diffèrent pas fondamentalement de ce qu'elles sont en Bretagne. En particulier, pour *intermedia,* cette fois le coef-

(1) Il s'agit du lot de Saint-Jean-de-Luz, pour *vulgata* et *intermedia ;* mais pour *aspera,* qui ne comportait que deux individus dans ce lot, je me suis adressé à un lot de Biarritz (38 individus).

(2) Il concerne les mêmes lots d'individus que dans le tableau précédent. Ajoutons que pour *Patella lusitanica* Gmel., $R / 3\sqrt{v} = 6,6$ en moyenne (extrêmes 5,0 et 7,9), calcul fait pour 20 individus.

ficient n'est presque pas modifié, c'est pour *vulgata* qu'il l'est le plus. Au total, là encore, les caractères biométriques de *vulgata* et d'*intermedia* sont bien moins distants qu'ils ne sont en Bretagne.

3°) Formes des dents pluricuspidées de la radula.

Il convient de déterminer à quelles espèces appartiennent les diverses dents radulaires figurées en 1935, et d'y ajouter des observations, faites en 1947, de formes de dents qui n'avaient pas été rencontrées précédemment.

1°) Individus déterminés *P. aspera* : leurs dents ont la forme représentée en 1935 pour cette espèce.

2°) Individus déterminés *P. vulgata* : ont la plupart du temps l'un des aspects représentés en 1935 pour cette espèce, avec parfois tendance à prendre des formes de *intermedia, caerulea* ou *lusitanica.*

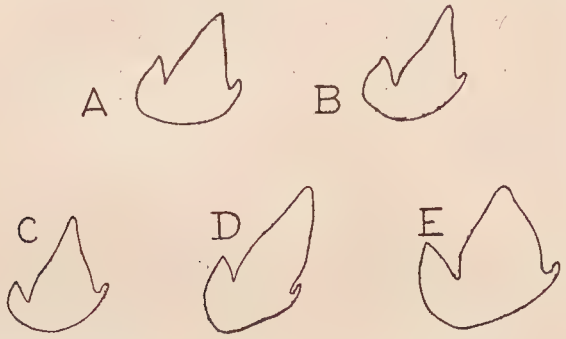



Fig. 11. — Exemple de formes de dents pluricuspidées nouvellement observées sur la côte basque.

3°) Individus déterminés *P. intermedia,* y compris le stock d'individus autrefois indéterminés : c'est à ce dernier stock qu'appartiennent presque toutes les dents, de formes très variées, que j'ai interprétées en 1935 comme faisant le passage aux autres espèces ; j'ai vérifié en 1947 que leur degré de variabilité était extrême, et j'ajoute ici des formes de dents que je n'avais pas rencontrées auparavant. L'une d'elles (fig 11, E) a la forme anguleuse des dents de *Patella ferruginea* Gmelin, espèce méditerranéenne ; d'autres (fig. 11, A, B, C, D) sont extrêmement allongées ; une autre (fig. 12, J) est d'une forme tout-à-fait particulière, très symétrique ; enfin je dois signaler qu'en 1947 j'ai trouvé, chez les *intermedia,* un nombre

particulièrement élevé de cas où les dents rappellent celles de *vulgata* : en ce sens qu'au lieu d'avoir la cuspide médiane à bords « en pointe de lance » (voir le texte de 1935 p. 26), elles l'ont « en pointe de flèche », comme chez *vulgata* (id. p. 26), et même avec un amincissement avant l'extrémité, comme dans le cas représenté en 1935, fig. 8, dernière dent. Ces formes sont représentées fig. 12, F, G, H, I.

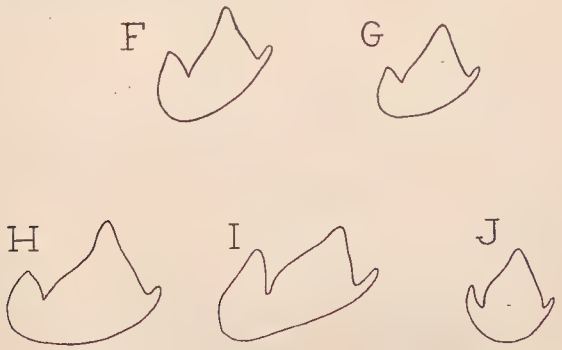



Fig. 12. — Autres exemples de formes de dents pluricuspidées nouvellement observées sur la côte basque.

Il est nécessaire de préciser que, dans le stock des Patelles insolites, précédemment indéterminées et maintenant intégrées aux *P. intermedia*, les individus ayant des dents semblables à celles des *intermedia* de Bretagne ne forment qu'une *petite minorité :* la plupart de ceux que j'ai observés en 1947 ont des dents dont les caractères se rapprochent plus ou moins fortement de *vulgata*, de *caerulea*, quelque peu de *lusitanica*, et, plus rarement, de *aspera*. En somme, alors qu'en Bretagne *intermedia* est celle des trois espèces qui a les dents les moins variables (voir 1935, les figures de la page 25), sur la côte basque c'est celle qui a, de loin, les dents les plus variables.

## HYPOTHESE INTERPRETATIVE RAPPORTS AVEC P. CAERULEA

Les faits étant exposés, il me reste à faire connaître l'orientation nouvelle de mes interprétations.

Je tends à considérer *Patella intermedia* comme une espèce

qui, sur la côte basque, est très polymorphe, et peut y donner, entre autres, d'une part des individus semblables aux *intermedia* de Bretagne, d'autre part des individus semblables aux *caerulea* de la Méditerranée. Ce qui revient à supposer que les individus bretons et les *caerulea* méditerranéens, ne sont que deux branches spécialisées, deux sous-espèces géographiques, d'une même espèce, le point d'union (ou plutôt l'un des points d'union) étant la côte basque qui est en même temps un centre de variation.

Comme on le voit, les considérations que j'avais émises en 1935 relativement à un groupe de 4 espèces (*vulgata, intermedia, aspera, caerulea*), se restreindraient maintenant à un groupe de deux espèces seulement (*intermedia* et *caerulea*), et j'admets maintenant que la spécificité des *vulgata* et des *aspera* de la côte basque m'avait été masquée, se trouvant noyée sous la variabilité débordante de *P. intermedia.*

Il ne s'agit là que d'une simple hypothèse. Pour la mettre à l'épreuve, il faudrait pouvoir connaître plus complètement les populations de Patelles de la côte espagnole et portugaise ; étudier, chez les *P. caerulea* de la Méditerranée, les dates de reproduction, le coefficient $R / 3 \sqrt{V}$. C'est toute une nouvelle étude à entreprendre.

Je dois pourtant rappeler, à l'appui de cette opinion, certaines observations publiées en 1935 (p. 31 à 36), et relatives aux confins méditerranéo-atlantiques. Certains faits de passage entre *caerulea* et *intermedia,* observés à Banyuls (p. 33 et fig. 13), s'accentuent à Alicante (pp. 32 et 33), encore plus à Malaga (p. 32 et fig. 12), à Algesiras (p. 36), et sur la côte du Maroc entre Tanger et Mogador (p. 36), et je concluais de cet ensemble de données (p. 36) : « il semble donc bien qu'en passant de la Méditerranée à l'Atlantique on trouve tous les termes de passage entre *P. caerulea* et *P. intermedia* ».

Comme il semble que *P. caerulea* n'existe pas sur les côtes du Portugal et de Galice (voir E. Fischer-Piette, 1938, C. R. Soc. Biogéographie, XV, n° 130, pp. 63-64) et reparaît localement sur la côte Basque, il faut admettre, comme je l'ai fait en 1938, qu'il y a là des conditions locales favorables à la différenciation de cette forme à partir du stock commun (je dirai maintenant : stock *intermedia-caerulea,* au lieu de dire comme en 1935 : stock commun *vulgata-intermedia-caerulea-aspera*).

Il est curieux de voir (à supposer que mon interprétation soit exacte) à quel point ces deux sous-espèces (*caerulea,* et *intermedia* de Bretagne) sont divergentes, au moins au point de vue

du coefficient R/C, plus grand que 2 en Bretagne, voisin de 1 en Méditerranée, alors que pour *P. aspera* qui habite les deux mers il ne varie pas de l'une à l'autre. Par contre, pour la forme des dents, il est certain (voir les figures de 1935) que les dents de *caerulea* et celles des *intermedia* de Bretagne, bien que fort distinctes dans leur forme, sont celles qui diffèrent le moins les unes des autres.

## RESUME DE LA DEUXIEME PARTIE

Depuis le travail que j'avais publié en 1935 sur la spécificité des Patelles, et où je décrivais une séparation nette entre les 3 espèces reconnues en Bretagne, mais une confusion des caractères sur la côte basque, bien des faits nouveaux sont venus confirmer, en Bretagne (travaux faits à mon Laboratoire à Dinard) ou en Grande-Bretagne (travaux faits au Laboratoire du Professeur Orton) la séparation des 3 espèces *P. vulgata, P. intermedia, P. aspera ;* notamment Orton, puis moi-même, avons découvert indépendamment l'un de l'autre, que les périodes de reproduction de ces espèces ne coïncident pas. Il était désirable d'utiliser ce fait nouveau pour essayer de clarifier la situation sur la côte basque. Le résultat a répondu à mon attente : j'ai pu constater que presque tous les individus qui précédemment ne se laissaient pas déterminer et pouvaient passer pour intermédiaires entre les espèces, se rattachent à *P. intermedia.* On peut penser que de ces *intermedia* basques, extrêmement variables, ont dérivé deux sous-espèces aux caractères étroitement stabilisés, et profondément différentes entre elles : d'une part, vers le Nord, la forme bretonne, et d'autre part, vers le Sud, la *P. caerulea* de la Méditerranée ; tandis que *P. vulgata* et *P. aspera* garderaient au pays basque leur individualité.

## BIBLIOGRAPHIE DE LA DEUXIEME PARTIE

Brouardel (J.). 1948. — Etude du mode d'infestation des Patelles par l'*Urceolaria patellæ* Cuénot Influence de l'espèce de Patelles (sous presse, Bull. Labor. marit. Dinard, fasc. 30).

Dautzenberg (Ph.). 1887. — Une excursion malacologique à Saint-Lunaire (I.-et-V.). Bull. Soc. d'études scientif. de Paris, IX, 1887.

— 1900. — Faunule malacologique des environs de Saint-Malo. *Feuille des jeunes naturalistes,* 1906.

Eslick (A.). 1940. — An ecological study of Patella at Port St. Mary, Isle of Man. *Proc. Lin. Soc. Lond.*, 152, pp. 45-54.
Fischer-Piette (E). 1935. — Systématique et biogéographie. Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord. *Journ. de Conchyl.*, LXXIX, pp. 5-66.
— 1941. — Observations biométriques sur les Patelles de la Manche. *Jour. de Conchyl.*, LXXXIV, pp. 300-306.
— 1946. — Analyse du travail de Orton, dans le *Journ. de Conchyl.*, LXXXVII, pp. 83-84.
Lhoste (Mme L. J.). 1946. — Les microstructures des Patelles. *Journ. de Conchyl.*, LXXXVII, pp. 28-29.
Orton (J. H.). 1946. — Biology of *Patella* in Great Britain. *Nature*, vol. 158, 3 août 1946, p. 173.

---

Madame Pruvot-Fol nous prie de faire savoir qu'elle a effectué la Révision du genre Glossodoris Ehr. Cet ouvrage, qui concerne 234 espèces, paraît en quatre cahiers polycopiés. Tirage limité à 40 exemplaires. Le premier cahier est en vente pour 150 francs. S'adresser à Mme Pruvot-Fol, 12, rue de Fontenay, Sceaux (Seine).

*La Directrice-Gérante :* Mme H. Fischer.

Imp. Bretonne, Rennes 31.1206. — 3-48. Dépôt légal : 1948, 1er T., 84

Je désire acheter les bibliothèques, les journaux, les ouvrages uniques, etc. traitant de la Conchyliologie, en toutes langues.

Les plus grands prix seraient payés.

Ecrivez :

Richard I. Johnson, 41, Bow Road, Belmont, Massachusetts. United States of America.

## VENTE DE LA COLLECTION DES VOLUMES DU JOURNAL DE CONCHYLIOLOGIE DEPUIS LA FONDATION (1850)

En dépit du fait que le « Journal de Conchyliologie » va bientôt avoir un siècle d'existence, il était encore possible, il y a fort peu de temps, de procurer aux malacologistes la série complète de ses volumes. Actuellement il commence à se produire de légères lacunes dans les fascicules ou dans les planches, et ces lacunes vont évidemment s'agrandir. Il est donc conseillé de ne pas perdre de temps si on veut avoir la série la plus complète possible, ainsi que les index. Les prix sont indiqués sur la couverture de ce fascicule. Ecrire à la Directrice du Journal.

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON


| | Pages |
|---|---|
| Sur les éléments de prospérité des Patelles, et sur leur spécificité, par E. Fischer-Piette | 45 |



**Le Journal paraît par trimestre**

PRIX DE L'ABONNEMENT (PAYABLE D'AVANCE) :

| | |
|---|---|
| France et Colonies françaises | 400 fr. |
| Etranger | 500 fr. |

PRIX DES ANNÉES ANTÉRIEURES (PAYABLE A LA COMMANDE) :

1° **Années récentes** (vol. XLI, 1893, et suivants)

| | | | |
|---|---|---|---|
| Le volume : France et colonies.... | 400 fr. | Etranger.. | 500 fr. |
| Le fascicule : — — .... | 150 fr. | — .. | 200 fr. |

2° **Années anciennes** (du vol. XXI, 1873 au vol. XL, 1892)

(**N. B. — Quelques fascicules sont épuisés.**)

| | | | |
|---|---|---|---|
| Le volume : France et colonies.... | 600 fr. | Etranger.. | 700 fr. |
| Le fascicule : — — .... | 250 fr. | — .. | 300 fr. |

3° **Années très anciennes** (du vol. I, 1850, au vol. XX, 1872)

(**N. B. — Un petit nombre de volumes ou fascicules sont épuisés.**)

| | | | |
|---|---|---|---|
| Le volume : France et colonies.... | 1.200 fr. | Etranger.. | 1.400 fr. |
| Le fascicule : — — .... | 500 fr. | — .. | 600 fr. |

PRIX DES INDEX (PAYABLE A LA COMMANDE) :

| | | |
|---|---|---|
| Index des volumes I à XX (1872) | France et colonies.. | 600 fr. |
| | Etranger. . . . . | 700 fr. |
| Index des volumes XXI à XL (1892) | France et colonies.. | 400 fr. |
| | Etranger. . . . . | 500 fr. |
| Index des volumes XLI à LXXX (1936) | France et colonies.. | 300 fr. |
| | Etranger. . . . . | 400 fr. |

*S'adresser* :

Pour les communications scientifiques et pour l'abonnement, *payable d'avance*, à Mme H. Fischer, directrice du Journal, boulevard Saint-Michel, 51, à Paris (5e arr.). Compte chèques postaux Paris 501-90.

Il est rendu compte des ouvrages de Conchyliologie et de Paléontologie dont deux exemplaires sont adressés au bureau du Journal.